

水産総合研究センター 研究報告

22

平成20年2月

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 22
February 2008

Library
Pacific Islands Fisheries Science Center
2570 Dole St. Honolulu, HI 96822-2396
Received May 2008



独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan

水産総合研究センター研究報告

第22号

平成20年2月

目次

(博士号論文)

統計モデルとデータマイニング手法の水産資源解析への応用
庄野 宏 1

日本産マイワシの初期発育と産卵生態に関する研究
松岡正信 87

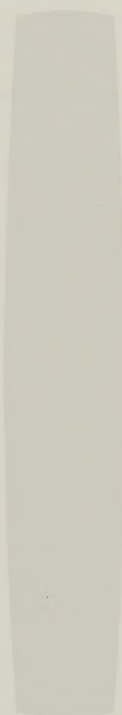
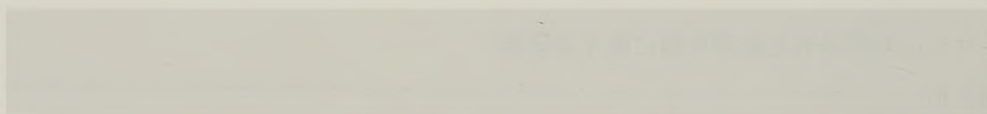
(和文要旨) 185

漁業研究教育機関一覽表

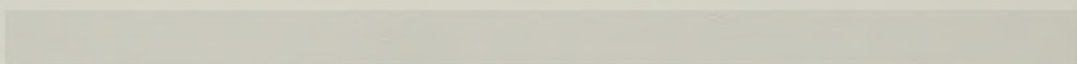
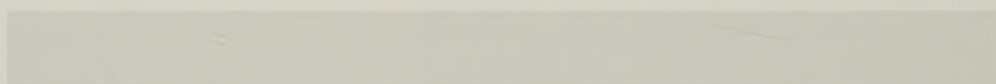
研究機関

教育機関

大 学



Digitized by the Internet Archive
in 2026



統計モデルとデータマイニング手法の水産資源解析への応用^{*1}

庄野 宏^{*2}

Application of statistical modeling and data mining method to the fish stock analyses

Hiroshi SHONO

Abstract : In this thesis, we focused on the various problems in the field of fish population analysis, especially regarding the analyses of CPUE (catch per unit effort) which shows the relative abundance. We suggested several techniques to solve these issues by the statistical modeling and approaches for data mining using the actual fishery data on tuna and its related species, and computer simulation experiments.

Catch per unit effort (CPUE) is an important concept which is corresponding to the relative stock size and is proportional to the stock abundance. However, because the nominal CPUE may include various spatiotemporal and environmental effects except for stock density such as area, season and fishing gears, we need to remove these effects to grasp the annual variation of the stock. Therefore, it has been traditionally carried out to estimate the factorial effect of year using analysis of covariance (ANCOVA) model (e.g. CPUE Log-Normal model) where natural logarithm of CPUE is set to the response variable and assumed factorial effects are incorporated into the model as explanatory variables under the normal error, and generalized linear model (GLM) (e.g. Catch Poisson model, Catch Negative-Binomial model) in which catch, discrete variable, is set to the response one and Poisson or negative binomial distribution and so on is assumed. Such work is called CPUE standardization and approaches for data mining such as tree-regression model and neural networks have been recently utilized for it in addition to the statistical modeling.

In this study, we dealt with the CPUE standardization, major issue in the fish population analysis, as main theme of this paper and discuss in detail three problems about CPUE analysis as follow:

- 1) Choice of the factorial effects, performance evaluation of the model through the various information criteria and stepwise test in the ANOVA type model supposing the CPUE standardization (Chapter 3)
- 2) Approach of CPUE prediction and the simple method for attribution analysis (i.e. method for extracting CPUE year trend) in the time-space without operation for southern bluefin tuna by the neural networks (Chapter 4)
- 3) Performance evaluation of Tweedie model if it includes many zero-catch and comparison of Tweedie distribution and the traditional methods (ad hoc ANCOVA method, Catch model) (Chapter 5)

Chapter 1 becomes an introduction and describes the background, purpose of this research and composition of this thesis. In chapter 2, we outlined CPUE standardization from

2007年5月16日受理 (Received on May 16, 2007)

^{*1} 筑波大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

^{*2} 遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県清水区折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8633, Japan)

the viewpoint of the statistical modeling, approach for data mining, proper problems of fish stock and reviewed several related issues, especially main three problems to be coped with in this study.

In chapter 3, we performed the model selection by various information criteria (AIC, BIC, CAIC, c-AIC, HQ, TIC etc.) using the generalized linear models corresponding to the CPUE standardization through several cases such as in small samples, large samples. It is also presented that the result of model selection may be different depend on the used information criteria in actual fishery data. We evaluated the selection performance of these information criteria using the computer simulation in which we calculated the selection performance to choose the true model among several candidate models generated random numbers from the true model. We also compared the performance of information criteria and stepwise test by computer experiments because some stepwise test such as chi-square or F test can be applied in the nested model. The variable selections are an important and essential issue in terms of selecting the factorial effects statistically to affect the CPUE. In addition, the results of model selection based on the information criteria and stepwise test may cause the difference of the attribution analysis (i.e. estimated CPUE year trend), which may lead to the big difference of estimated absolute abundance in the model where CPUE year trends are included as the tuning indices. Specific study results in this chapter are as follow:

- It was found that the result of model selection in small samples and in the case that there are many parameters compared to the sample size by c-AIC, which is a finite correction of AIC, is different from that by AIC and the selection performance of c-AIC is better than that of AIC through the ANOVA-type simulation in such cases.
- It was shown that AIC may have a bias in large sample, the result of model selection is different depend on the information criteria utilized and the consistent information criteria (BIC, HQ and CAIC) is superior to AIC as a whole through the analysis by actual fishery data and simulation by linear regression, respectively. We also suggested the recommendation value and formula of the constant term in the consistent information criterion, HQ.
- It was proofed that the expectation of TIC, which is known as having good performance traditionally in the nested model, becomes theoretically equal to that of AIC in the generalized linear model with having normal error and identity link function, and the selection performance of TIC is almost the same as that of AIC by the computer simulation.
- In the nested model, we found that the information criteria is generally a little superior to stepwise test by our computer experiments and the simple model with a few parameters tend to be selected if the significance level is low in the stepwise test.

In Chapter 4, we focused on the issue of CPUE interpretation of southern bluefin tuna, the problem of CPUE prediction in the spatiotemporal cells without observation, and carried out the CPUE analysis using the neural networks. In terms of the relative abundance, it is reasonable to define the CPUE as multiplying standardized CPUE by relative area size and which is called abundance index (AI). In the stock of southern bluefin tuna, because the fishing ground has shrunk from past to present, it has influenced on the abundance index that the assumption of CPUE in the cell with operation in the past and without one now, that is whether CPUE in these cells is assumed to the same as that in the surrounding areas or 0. This cause the difference of CPUE year trend obtained from the abundance index.

Therefore, in this paper, we predicted the CPUE in such missing cells using the error back propagation method, which is a typical algorithm in the supervised neural networks, and suggested the simple way of attribution analysis to extract the CPUE year trend. We compared to the MCMC method based on the EM algorithm in same conditions by cross-

validation to evaluate the accuracy of the neural networks. Performance check and comparison of the models were carried out using the n-fold cross-validation based on the correlation coefficient between observed and predicted values and mean squared error (MSE).

As a result, the ratio of CPUE without operations over with ones based on the CPUE predicted values by the neural networks showed the range of 0.8 to 1.0. This does not imply extreme contradiction with the CPUE ratio in the Japanese Experimental Fishing Program (EFP) which was locally done for 1998 to 2000, where CPUE ratio was recorded about 0.7 although year, season and area of the experiment were very limited. Predicted performance of CPUE by the neural networks is rather superior to that by MCMC method based on the EM algorithm in the same situation as the neural networks and the CPUE year trend calculated from the predicted CPUE is very similar to that by generalized linear model including the ANCOVA. The results suggest the excellence of the predicted performance of the neural networks and the validity of the simple method of the attribution analysis proposed.

In Chapter 5, we discussed in detail the issue where the ANCOVA model (in which the natural logarithm of CPUE is set to the response variable) can not be applied if it includes the data that catch is zero called zero-catch problem, supposing the shark species caught by tuna longline fishery. We carried out the CPUE standardization for yellowfin tuna in the Indian Ocean caught by the Japanese commercial longline fishery in which the ratio of zero-catch is low about 10% and silky shark in the North Pacific Ocean by Japanese training vessels (for silky shark where the zero-catch ratio is high more than 80%) using the so-called Tweedie distribution which is an extension of compound Poisson model and can be uniformly dealt with the zero data. Actually, we compared the CPUE year trends obtained from the Tweedie model, ad hoc ANCOVA model to add the constant term to all CPUE and Catch Negative-Binomial model. As a result, there is no extreme difference of year trends between the Tweedie model and ad hoc method for yellowfin tuna in the Indian Ocean, a target species with low zero-catch rate. On the other hand, CPUE year trend obtained from the Tweedie model is different from that based on the Catch model and ad hoc method for silky sharks in the North Pacific Ocean, a by-catch species with high zero-catch ratio.

Accuracy of the Tweedie distribution is higher in each case judging from the performance check of the candidate models based on the both indicators, correlation coefficient between observed and predicted values and MSE, using n-fold cross-validation as well as our analysis by the neural networks. As a result of cross-validation, the superiority of the Tweedie model does not appear so clearly if the rate of zero-catch is low and it has few problems to apply the ad hoc method practically. On the contrary, if the ratio of zero-catch is high, then the superiority of the correlation coefficient and MSE is the order of the Tweedie model, Catch model, ad hoc method and Tweedie model, ad hoc method, Catch model, respectively. However, the ad hoc method has a large bias because almost all of the estimated CPUE show extreme low regardless of the magnitude of the observed CPUE values. Therefore, we concluded that it is not adequate to apply the ad hoc method in the case that the ratio of zero-catch is high such as shark species.

The last Chapter 6 shows the conclusion of this thesis. We methodically described the study results of three issues which were dealt with in this paper from the viewpoint of fish population analysis, applied statistics and research problem for the future.

Key words: CPUE standardization, data mining, generalized linear model, model selection, Tweedie distribution

目 次

第1章 序論

1-1 本研究の背景と目的

1-2 本論文の構成

第2章 水産資源解析における CPUE 標準化の現状：

既存研究のレビュー

2-1 はじめに

2-2 統計モデル

2-3 データマイニング手法

2-4 水産資源解析に特有の問題

2-5 まとめ

第3章 CPUE 解析における統計モデル選択：情報量

規準とステップワイズ

検定の取り扱い

3-1 はじめに

3-2 小標本における AIC の有限修正の有効性

3-3 大標本における一貫性を持つ情報量規準

3-4 ネストモデルにおける情報量規準 TIC

3-5 ネストモデルにおける情報量規準と stepwise 検定との比較

3-6 正規混合分布におけるモデル選択

3-7 まとめ

第4章 ニューラルネットワークによる CPUE 予測

と要因分析：ミナミマグロ資源への適用

4-1 はじめに

4-2 ミナミマグロに関する資源量指数の問題（漁獲がない時空間の取り扱い）

4-3 解析手法

4-4 予測値の精度検証

4-5 抽出された CPUE 年トレンド

4-6 現状に合わせたニューラルネットワークによる予測値のバリデーション

4-7 まとめ

第5章 Tweedie モデルの CPUE 解析への応用：ゼロ

ロキャッチの統一的な

取り扱い

5-1 はじめに

5-2 Tweedie モデルの漁業データへの適用

5-3 適用例1：日本のはえ縄商業船によるインド洋キハダ資源の CPUE 解析

5-4 適用例2：日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロトガリザメ資源の CPUE 解析

5-5 まとめ

第6章 結論：まとめと今後の課題

6-1 本研究で得られた知見

6-2 今後の研究課題

謝辞

参考文献

付録

A 分散分析モデルにおける情報量規準 TIC の導出ならびに AIC との比較

B 代表的な資源評価モデルの概略および標準化された CPUE が資源量推定結果に与える影響の例

第1章 序 論

1-1. 本研究の背景と目的

水産資源解析における1つの重要な概念として、CPUE (catch per unit effort: 単位努力当たり漁獲量) (Russell, 1931) が挙げられる。この指標は、一般の漁業では

$$CPUE = \frac{\text{Catch}}{\text{Effort}} \quad (1.1)$$

と定義される。Catch (漁獲量) は単一魚種の漁獲重量や漁獲尾数で考えることが多く、努力量としてはえ縄船では針数を、まき網船では操業日数や操業回数などを用いる。一般に CPUE は資源密度に比例していると考えられており、特別な計算を行わなくとも CPUE の年トレンドを見るだけで相対資源量の増減傾向を把握することが可能である。また、CPUE は微分方程式をベースに個体群動態を表したプロダクションモデル (Pella and Tomlinson, 1969) や年別年齢別漁獲量を使用した VPA (virtual population analysis) (Gavaris, 1988) などの資源評価モデルにおけるチューニングインデックスとして用いられることも多く、水産資源評価において非常に重要な意味を持っている。

しかし、商業船などの操業データによる加工していない CPUE は、資源密度以外の様々な要因 (季節、海区、漁具など) も含んでおり、資源の変動を正確に知るためにはこれらの影響を取り除く必要がある。Gavaris (1980) などは、このような資源の年変動に対応する部分を取り出す作業を CPUE 標準化と呼んだ。本研究においてもこのような計算を CPUE 標準化または CPUE 解析と呼称することにしたが、CPUE 標準化の主な目的を挙げると以下ようになる。

1. 資源の年トレンド (相対資源量) の効果の抽出
2. 海区・季節などの時空間的な要因や、漁船に装備されているソナーやバードレーダーなどの探索機器、パワーブロックやパースウィンチなどの操

業機器、表面水温や塩分濃度などの環境要因等が CPUE に与える影響の統計的な測定

3. 年別漁獲重量を使用したプロダクションモデル、年別年齢別漁獲尾数などに基づく VPA (virtual population analysis) 等の資源の絶対量を推定するための評価モデルにおけるチューニングインデックスとしての有用性の向上

CPUE 標準化に関する一般的な事項については平松 (1995) の概説論文や Hilborn and Walters (1992), Quinn and Deriso (1999) などの水産資源学に関する一般的なテキストに記載されているが、現状では GLM (generalized linear models: 一般化線形モデル) (Dobson, 1990; McCullagh and Nelder, 1989) などの統計モデルを使用して、資源密度以外の要因効果を除去した何らかの基準化を行うことが多い。具体的には、分散分析や共分散分析に代表される線形モデル、すなわち一般化線形モデルの枠組みで言えばリンク関数が恒等写像でかつ誤差項が正規分布に従うモデル

$$\begin{aligned} \text{Log (CPUE)} = & (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Season}) + \\ & (\text{Area}) + (\text{EMT}) \\ & \cdots + (\text{Two-way Interactions}) + \text{error}, \text{error} \sim \\ & N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (1.2)$$

を利用することが多い。

また、離散変数である漁獲量を応答変数に設定し、Poisson 分布や負の二項分布 (negative binomial, NB) を仮定した一般化線形モデル

$$\begin{aligned} E[\text{Catch}] = & \text{Effort} * \exp \{ (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + \\ & (\text{Season}) + (\text{Area}) + (\text{EMT}) + \\ & (\text{Two_way Interactions}) \}, \text{Catch} \sim \text{Po}(\lambda) \\ & \text{または NB}(\alpha, \beta) \end{aligned} \quad (1.3)$$

などを使用すること多い (Read, 1996)。

(1.2) 式や (1.3) 式での (Year), (Season), (Area) はそれぞれ年、季節 (月または四半期など)、緯度や経度などを元に定義されることが多い海区の要因効果を表し、これらは順序のないカテゴリカル変数と定義することが一般的である。(EMT) は表面水温、塩分濃度などの環境要因や漁船に装備されている装置類、漁具などの機器効果を総称しており、連続変数を使用することもある。

最近では、共分散分析などを含めた一般化線形モ

デルに加えて、樹形モデルやニューラルネットワークなどのデータマイニング的なアプローチが CPUE 標準化に対して用いられることも多く (Watters and Deriso, 2000), これらの手法も含めて第 2 章のレビュー (既存研究のサーベイ) 部分で詳しく記述する。

CPUE 標準化の主な目的として挙げた 1. の相対資源量に対応する年トレンド抽出は、一般化線形モデルにおいては (1.2) 式や (1.3) 式での年 (Year) 効果を取り出すことによって可能になる。場合によっては、(Year) と他の要因の交互作用を取り入れることもあるが、その際には LSMEANS (least squared means: 高橋ほか, 1989) を利用することが一般的であり、LSMEANS については 2-2-3 節で詳しく取り上げる。

目的 2. で述べた、CPUE に影響を与えている可能性がある時空間的な要因や環境要因、漁船に装備された機器類の要因効果の分析についても、一般化線形モデルを利用した場合には、該当する説明変数の主効果、もしくは LSMEANS を計算することにより推定可能である。ただし、ニューラルネットワークなどのデータマイニング的なアプローチの場合には、要因分析が難しい場合もあり、本論文の第 4 章ではニューラルネットワークによる得られた予測値を元にしたシンプルな年トレンド抽出法、すなわち簡便な要因分析法の提案を行った。

CPUE 解析における目的 3. は、標準化された CPUE を入力 (チューニングインデックス) として用いて資源の絶対量推定を行う場合の利用法である。実際、使用する CPUE 年トレンドのわずかな違いが、推定された資源尾数ないし資源重量の大きな差異をもたらす場合もあり、細かな注意が必要である。このことについては、資源評価に用いられている代表的なモデルと合わせて、第 2 章 (2-4 節) で再度議論する。

本研究では、水産資源解析に関係する実用的な観点から、CPUE 解析 (CPUE 標準化) における様々な問題を取り上げ、統計モデルやデータマイニング手法を応用して解決することを目的とする。具体的には、

- 1) モデル選択の問題
- 2) 資源量指数の問題
- 3) ゼロ・キャッチの問題

の 3 つについて取り上げ、詳細な検討を行った。

1) は一般化線形モデルの枠組みを用いて、時空間的な要因、季節要因、環境要因など、どのような説明要因が CPUE に対して影響を与えているか否かを統計学的に判断するという、CPUE 解析における重要な変数選択の問題であり、本研究では、AIC (Akaike's information criterion, 赤池情報量規準) (Akaike,

1973) や BIC (Bayesian information criterion, Bayes 情報量規準) (Schwarz, 1978) などに代表される情報量規準, および F 検定やカイ二乗検定などに代表される stepwise 検定を利用し, モデル選択の良さについて比較検討を行った。

具体的には, CPUE 標準化を中心に, 成長曲線の推定や体長組成の年齢分解など水産資源解析における典型的な問題に関する実際の漁業データや仮想データを用いて様々な情報量規準や統計的検定による変数選択, モデル比較を行うとともに, 小標本の場合, 大標本の場合, ネスト構造を持つ場合, 正規混合分布などの CPUE 標準化を想定したモデルを仮定してシミュレーション実験を行い, これらの指標のパフォーマンスを詳細に検証した。これらモデル選択の議論は, CPUE 標準化に限ってみても, CPUE に影響を与えていると予想される様々な説明要因が, 本当に影響を与えているか否かを統計的に検証するという意味において, 極めて重要かつ本質的な問題である。

2) の資源量指数とは, CPUE に該当部分の相対面積サイズを掛け合わせたものであり, 標準化された CPUE に対してこのような加工を行うことによって相対資源量に対応する年トレンドなどが抽出されると考えられている。一般に CPUE は資源密度を表わすと考えられており, 想定する海域でのまぐろ類の相対資源量を算出するためには, 面積指数による重み付けが必要不可欠である。しかし, このような計算による資源量指数の算出方法では, 解析エリアを複数のサブエリアに分割した場合も含めて, 想定するエリアでの CPUE (資源密度) は一定であると仮定しており, 仮に過去から現在にかけて魚の分布が縮小して漁場も縮小している場合には, 資源の過大推定になっていると思われる。

ミナミマグロ資源では, 緯度経度が 5×5 で月別に集計された漁獲量・努力量データを用いて CPUE 解析を行っているが, 過去に操業があり現在無くなっているセル (5×5 ブロック) が多く存在し, その部分の CPUE を前述のように周辺セルと同じと仮定するかそれともゼロと仮定するかにより, 近年, 特に 1990 年代以降の CPUE 年トレンドが大きく異なり, それをチューニングインデックスとして使用した資源の絶対量推定の結果も大きく異なってしまった。これは, 一般紙で大きく取り上げられた日本と豪州によるミナミマグロ裁判の主要な原因と考えられている。そこで, 本研究では出力信号が存在しない部分の CPUE をニューラルネットワークによって推定し, 予測精度をクロス・バリデーションにより評価した。また, ニューラルネットワークによる予測結果から年トレンド

を抽出することを目的とし, 合わせて簡便な要因分析法の提案を行った。

3) のゼロ・キャッチ問題とは, 努力量があり, すなわち操業を行って漁獲が無かったデータが存在する場合に, Catch がゼロ, 言い換えれば CPUE がゼロとなり, (1.2) 式で表現されるような CPUE の自然対数を応答変数にした共分散分析モデルが使用出来なくなる現象である。そこで, 通常は全ての CPUE に一定量 (微量) を足し込む ad hoc な解決法 ((1.4) 式参照) が取られることが多いが, CPUE の区間推定値のみならず点推定値に対しても偏りが生じる可能性が高く, 特にゼロ・キャッチの割合が多いケースでは深刻な問題になる。また, Catch を応答変数に一般化線形モデルを使用する方法 ((1.3) 式) など, 他の回避策に関して, モデルがデータとマッチしていない場合が多く, いずれも一長一短である。

$$\begin{aligned} \text{Log (CPUE+constant_term)} &= (\text{Intercept}) + (\text{Year}) \\ &+ (\text{Season}) + (\text{Area}) + (\text{EMT}) \\ &\dots + (\text{Two-way Interactions}) + \text{error, error} \sim \\ &N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (1.4)$$

そこで, 本研究ではゼロ・データを統一的に取り扱う, 複合 Poisson 分布の概念を拡張した Tweedie 分布 (Tweedie, 1984; Jorgensen, 1997) を用いて, まぐろ類の漁獲データやゼロ・キャッチ率が高い混獲データの CPUE 標準化を行い, (1.4) 式の ad hoc な方法や Catch モデルとの比較をクロス・バリデーションにより試みた。実際には, n-fold cross-validation と呼ばれるデータをランダムに n-分割する方法を使用し, モデル評価の基準として, 主に観測値と予測値の Pearson's 相関係数および MSE (mean squared error: 平均二乗誤差) を使用した。

1-2. 本論文の構成

本論文では, 水産資源解析に特有の種々の問題について, 特に CPUE 解析における幾つかの問題について統計科学的な側面から捉え, これらの問題に様々な統計モデルやデータマイニング的なアプローチを適用することを目的にしている。本論文の構成は以下の通りである。

第 1 章では, 本論文の目的および背景を示した。

第 2 章では, CPUE 解析の現状と課題に関して, まぐろ類の資源に関する題材を例として主に方法論に焦点を当ててレビューし, 合わせて問題点について整理することを目的とする。CPUE 標準化に広く使用されている一般化線形モデルなどを含む統計モデル, 最近

適用例が増えつつあるデータマイニング手法、CPUE 標準化における漁業資源特有の問題について、背景も含めて概説する。

そして、これらのレビューから得られた水産資源解析（CPUE 標準化）における主要な3つの問題（5頁の1）-3）を本論文のメインテーマに据え、第3章から第5章にかけて詳しく検証した。

第3章では、CPUE 標準化におけるモデル選択について、様々な情報量規準や stepwise 検定を取り上げて比較し、小標本の場合、大標本の場合、ネスト構造を持つ場合、正規混合分布など様々なケースを仮定して、現実の漁業データおよびシミュレーション実験を通して、モデルの良さについて検討を行う。これらのモデル選択は、CPUE に影響を与えていると予想される様々な変量（時間的、空間的な要因、季節的な要因、環境要因、漁船に装備されている機器類の要因等）の効果が、統計的に有意であるか否かを判断するという意味において、本質的な問題である。

第4章では、ミナミマグロ資源のCPUE 解釈の問題について議論する。ミナミマグロ漁業では、過去から現在にかけて漁場が縮小しており、過去に漁獲があり現在漁獲が行われていないエリアのCPUE を、周りの海域と同じと考えるかゼロと仮定するかにより、資源量指数（資源密度に相当すると考えられているCPUE に相対的な面積指数を掛け合わせたもの）の値がかなり変わってくる。そのため、該当するエリアをニューラルネットワークにより推定し、クロス・バリデーションによる精度評価を行い、ニューラルネットワークによる予測値を元にCPUE 年トレンドを抽出するための簡便な要因分析手法を提案する。

第5章では、ゼロ・キャッチと呼ばれる、漁獲がゼロであるデータが含まれる場合に、CPUE の自然対数を応答変数とした共分散分析モデルが適用できない問題を取り上げる。ゼロ・データを統一的に取り扱える Tweedie 分布モデルと既存の回避法のモデル比較を目的として、実際の漁業データ、特にゼロ・データを多く含む混獲データによる解析を行い、複数モデルの精度評価を行った。

第6章では、本研究によって得られた成果を要約するとともに、今後の課題について述べる。

第2章 水産資源解析におけるCPUE標準化の現状： 既存研究のレビュー

2-1. はじめに

本章では、CPUE 標準化の現状と課題に関して、庄野（2004）の内容を主に取り上げて説明する。具体的

には、まぐろ類の資源に関する題材を例として主に方法論に焦点を当ててレビューを行い、合わせて問題点について整理することを目的とする。

2-2節では、CPUE 標準化に広く使用されている統計モデル、その中でも一般化線形モデルに焦点を当て、モデルの仮定を含めた標準化の現状およびモデル選択や要因分析の問題点について述べる。2-3節では、最近適用例が増えてきているデータマイニング手法、その中でも樹形モデルやニューラルネットワーク、一般化加法モデルを主に取り上げ、解析の現状とCPUE 年トレンドの抽出などの問題点について記述する。2-4節では、その他のCPUE 標準化特有の問題点を紹介し、ゼロ・キャッチ問題と呼ばれる事項に関する対処法と相対面積指数による重み付けを行った資源量指数を中心に上げる。また、2-4節では、努力量の定義や不均一性、CPUE 標準化に使用されるデータの性質やハビタットモデルなど、本研究で詳しく議論出来なかった話題について簡単に触れる。

2-5節は、本章のまとめ部分であり、レビューを通じて明らかになった問題点の中で、特に水産資源解析の観点から重要な課題について記述し、本研究のメインテーマとして、第3章以降で詳しく検討する。具体的には、モデル選択、資源量指数、ゼロ・キャッチ問題の3つであり、それぞれ本論文では1章ずつ割り当てている。

情報量規準やステップワイズ検定を利用したモデル選択は、CPUE 標準化においてどの要因がCPUE に影響を与えているかを考える意味で非常に重要であり、本論文のメインテーマとして第3章で詳細に議論する。また、資源量指数の問題とゼロ・キャッチ問題は本研究の主要なテーマの1つであり、第4章および第5章で詳しく述べる。

2-2. 統計モデル

CPUE 標準化では、CPUE に影響を与える要因（年・季節・海区・漁船に装備されている操業機器・環境要因など）を説明変数に、CPUE あるいはCatch を応答変数とした一般化線形モデル（回帰分析や分散分析・共分散分析モデルを含む）が伝統的に使用されている。代表的なモデル（Gavaris, 1980 ; Large, 1992; Reed, 1996）としては、以下のCPUE モデルとCatch モデルが挙げられるが、いずれもCPUE が各々の要因について効果の積の形で表されており、乗法モデル（multiplicative model）と呼ばれている。本章ではこれらの2つのモデルを中心に上げて、要因分析やモデル選択の現状について述べる。また、最近多く用いられつつある混合効果モデルについても簡単に触れ

る

2-2-1. CPUE モデル

Robson (1966) 以来, CPUE に関して対数正規誤差を仮定した, いわゆる CPUE-LogNormal モデルが使用されることが多く, このモデルは (2.1) 式のように表現される。データ解析において良く使用される i.i.d. (independent and identical distributed: 独立で同一な分布に従うという意味) の条件を CPUE 標準化においても仮定することが一般的であり, 本論文についても特に断わらない限りこの i.i.d. の仮定を置くこととする。

$$E[\text{Log}(\text{CPUE})] = (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Area}) + \dots + (\text{EMT}) + (\text{Interactions}) \quad (2.1)$$

但し $\text{Log}(\text{CPUE}) \sim N(\mu, \sigma^2)$ とし, $E[\]$ は期待値を表す。 μ, σ^2 はスカラーの未知母数であり, それぞれ $\text{Log}(\text{CPUE})$ が従う正規分布の平均, 分散を表す。

(2.1) 式での (Year) と (Area) は年や海区の効果を表し, (EMT) は漁船に整備されている装置類や環境要因等の効果を総称して表現している。CPUE 標準化においては分布や回遊, 系群などの情報をもとに海区分けを行うことが一般的であるが, 区分された各々の海区内では資源が均一に分布していることを仮定している。これらの要因はカテゴリカル変数として扱われることが多いが, (EMT) については連続変数として用いられることもある。説明変数がカテゴリカル変数のみの場合と連続変数のみの場合は, それぞれ分散分析モデル・回帰分析モデルに対応しており, 両者が混在している場合には共分散分析モデルとなる。

このモデルは取り扱いが容易なことから, 観測誤差が CPUE の絶対値に比例するという仮定が合理的であると考えられていることもあり, まぐろ類の CPUE 解析において様々な国際漁業委員会等で広く使用されている。CPUE-LogNormal モデルを用いた CPUE 標準化の例は, 古くは Robson (1966) に始まり数え切れないほど多く存在する。著者もこの CPUE-LogNormal モデルを使用して幾つか CPUE 標準化を行っている (Shono and Ogura, 1999; Shono *et al.*, 2000; 2002)。

なお, ゼロキャッチ (CPUE=0 となるデータ) が存在する場合には CPUE の自然対数を取ることが出来ず, (2.1) 式のままでは計算が不可能である。そこで, 解析を行うための幾つかの方法が提案されており, この問題については 2-4 節で議論する。

例 2-1. CPUE モデルの例 (Shono *et al.*, 2002)

CPUE-LogNormal モデルの一例として, 日本のはえ縄船によるインド洋キハダのデータを用いた CPUE 標準化モデルを取り上げる。この例では, 緯度と経度を 5 度毎に区切ったセルを 1 つの単位とし, 月毎に集計したデータを使用している。

$$\begin{aligned} \text{Log}(\text{CPUE}_{ijkl} + 0.1) = & (\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + (\text{Month})_j \\ & + (\text{Area})_k + (\text{Gear})_l + (\text{SST}) + (\text{SOI}) + (\text{Year} * \text{Area})_{ik} \\ & + (\text{Month} * \text{Area})_{jk} + (\text{Month} * \text{Gear})_{jl} + (\text{Area} * \text{Gear})_{kl} \\ & + (\text{Area} * \text{SST})_k + (\text{Area} * \text{SOI})_k + \text{Error}_{ijkl} \end{aligned} \quad (2.2)$$

但し, $\text{Error}_{ijkl} \sim N(0, \sigma^2)$ とする。

(2.2) 式での各々の変数の定義は以下のようになり, SST と SOI は連続変数として, その他の説明要因はカテゴリカル変数としてモデルに組み込んでいる。また, 全ての CPUE に対して微量 (0.1) を加えているのは, ゼロ・キャッチデータに対して自然対数を取ることが出来ない欠点を回避するためのものである (2-4 節)。

CPUE: Catch (キハダの漁獲尾数) / Effort (はえ縄の針数: 1000 本を 1 と換算)

Intercept: 切片項

Year: 年の効果

Month: 月の効果

Area: エリア (海区) の効果

Gear: 枝縄数 (number of hooks between floats: NHF) の効果

SST: 表面水温 (sea surface temperature) の効果

SOI: 南方振動指数ⁱⁱ (southern oscillation index) の効果

Year*Area: 年とエリアの交互作用 (以下同様にして記号*は交互作用を表す。)

また, 各々の添字の定義は以下のようになり, 月毎の 41 年分のデータに対して操業海域全体を 6 つに分けたサブエリアを使用しており, 枝縄数についても 4 つのクラスに分類している。

i (Year): 1960-2000,

j (Month): 1-12,

k (Area): 1-6,

l (Gear): 1-4 (class 1: 5-6, class 2: 7-10, class 3: 11-14, class 4: 15-24)。

なお, (2.2) 式のモデルは解析の最初に仮定したものである。実際には統計的な方法に基づいて各々の要因効果の取捨選択を行う必要があり (2-2-4 節), 説明変数を 1 つずつ減らしていくバックワードなステップ

ワイズ検定 (2-2-4節) により最終的に選択されたモデルは, (2.2) 式から SOI 指標の主効果のみが除かれ, (2.3) 式ようになった。

$$\begin{aligned} \text{Log}(\text{CPUE}_{ijkl} + 0.1) = & (\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + (\text{Month})_j \\ & + (\text{Area})_k + (\text{Gear})_l + (\text{SST}) + (\text{Year} * \text{Area})_{jk} \\ & + (\text{Month} * \text{Area})_{jk} + (\text{Month} * \text{Gear})_{jl} + (\text{Area} * \text{Gear})_{kl} \\ & + (\text{Area} * \text{SST})_k + (\text{Area} * \text{SOI})_k + \text{Error}_{ijkl} \quad (2.3) \end{aligned}$$

2-2-2. Catch モデル

Reed (1996) をはじめとして, Catch に対して Poisson 分布もしくは負の二項分布 (negative binomial: NB) を仮定したモデルが近年用いられており, (2.4) 式のように定式化される。

$$E[\text{Catch}] = (\text{Effort}) * \exp\{(\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Area}) + \dots + (\text{EMT}) + (\text{Interactions})\} \quad (2.4)$$

但し $\text{Catch} \sim \text{Poisson}(\lambda)$ あるいは $\text{Catch} \sim \text{NB}(\alpha, \beta)$ とする。ここで, 漁獲尾数は努力量に比例することを仮定しており, この (Effort) の項は offset 変数ⁱⁱⁱと呼ばれる。

このモデルでの応答変数は整数値を取る必要があることから, Catch としては重量ではなく尾数を用いられる。1990年代後半までは Catch-Poisson モデルが主流であったが, 最近では負の二項分布モデルが使用されることも多い。この理由としては, 統計パッケージ SAS^{iv} の最新バージョン (Ver.8.2) で負の二項分布が標準装備されたことが挙げられる。

Poisson 分布モデルでは, 平均と分散が同じであるという仮定が現実の状況にそぐわない場合もあり, 多くは over-dispersion parameter ϕ を使用している (Okamoto *et al.*, 2003)。すなわち, 確率変数 X がパラメーター λ を持つ Poisson 分布に従う場合には, その平均と分散をそれぞれ $\lambda, \phi \lambda$ とする必要があった。しかし, over-dispersion parameter を導入すると想定する確率分布を何にしたかということを表現出来ないため, 通常の最尤推定は使用出来ない。

そこで, 疑似尤度 (Quasi-Likelihood) と呼ばれるフレームワークによりパラメーター推定が行われているが (Bayler, 1993), 理論的にはかなり複雑になる (Wedderburn, 1974; 椿, 1988)。このパラメーター推定の問題を回避するための1つのオプションとして, over-dispersion Poisson モデルの代わりに (平均と分散が異なる) 負の二項分布モデルを使用する方法が挙げられる。

2-2-3. CPUE の年トレンド抽出と要因分析

CPUE 標準化における主な目的は, 資源量 (資源密度) の年変動に対応する部分を取り出すことにある。交互作用を含まない場合には, CPUE モデルと Catch モデルのいずれにおいても年 (Year) 効果の推定値をそのまま取り出せば良い。しかし, 年効果の交互作用を含む場合には, その解釈が難しい。そこで, 交互作用を含む場合における要因分析のひとつの考え方として, LSMEAN (least squared mean) が挙げられる。まぐろ類の CPUE 標準化では, 通常は年効果の LSMEAN を計算することによって CPUE 年トレンドを抽出しており (Shono *et al.*, 2002; Matsunaga *et al.*, 2003), 定義は (2.5) 式で与えられる。

$$\text{CPUE}_i = \exp\{(\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + \overline{(\text{Year} * \text{Area})}_i + \overline{(\text{Year} * \text{Season})}_i + \dots\} \quad (2.5)$$

但し

$$\begin{aligned} \overline{(\text{Year} * \text{Area})}_i &= \frac{1}{N_j} \sum_{j=1}^{N_j} (\text{Year} * \text{Area})_{ij}, \overline{(\text{Year} * \text{Season})}_i \\ &= \frac{1}{N_k} \sum_{k=1}^{N_k} (\text{Year} * \text{Season})_{ik} \end{aligned}$$

などとする。これらの平均化された項は, 単純平均ではなく各々のセルに属するデータ数に応じた重み付け平均とすることもある。

なお, (2.5) 式では変数 (Year) の主効果とそれを含む交互作用についてのみ考慮すれば良い。また (2.6) 式で表される (Year * Area) の LSMEAN (高橋ほか, 1989) を考えることにより海区別の CPUE 年トレンドを抽出している (Shono *et al.*, 2002)。

$$\text{CPUE}_{ij} = \exp\{(\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + (\text{Area})_j + (\text{Year} * \text{Area})_{ij} + \overline{(\text{Area} * \text{Season})}_j + \dots\}$$

$$\text{但し } \overline{(\text{Area} * \text{Season})}_j = \frac{1}{N_k} \sum_{k=1}^{N_k} (\text{Area} * \text{Season})_{jk}$$

などとする。 (2.6)

LSMEAN の考え方を利用すると, 交互作用を含む場合にも (2.5) 式を用いて漁船に装備されている操業機器や環境要因などの効果が検出可能であり, 要因分析が行える (Shono *et al.*, 2000)。

$$\frac{CPUE_2}{CPUE_1} = \frac{\exp\{EMT_2 + (\text{Area} * EMT)_{.2} + (\text{Season} * EMT)_{.2} + \dots\}}{\exp\{EMT_1 + (\text{Area} * EMT)_{.1} + (\text{Season} * EMT)_{.1} + \dots\}} \quad (2.7)$$

但し

$$\begin{aligned} (\text{Area} * EMT)_{.1} &= \frac{1}{N_j} \sum_{j=1}^{N_j} (\text{Area} * EMT)_{j1}, (\text{Season} * EMT)_{.1} \\ &= \frac{1}{N_k} \sum_{k=1}^{N_k} (\text{Season} * EMT)_{k1} \end{aligned}$$

などとする。(2.7) 式においても変数 (EMT) の主効果とそれを含む交互作用についてのみ考えれば良い。

なお、(2.7) 式では説明変数 (EMT) が離散の場合を考えているが、連続変数の場合は推定されたパラメーターが1単位当たりの CPUE に対する変化量ととらえることが可能であり、回帰分析などの場合と同様にして要因分析を行うことが可能である (Shono *et al.*, 2002)。

2-2-4. 変数選択とモデル比較

本節では、同一モデルにおける変数選択 (要因の取舍選択) と複数モデル間におけるモデル比較について取り上げる。

前者 (変数選択) は、モデルをひとつ固定したときに各々の説明要因が CPUE に影響を与えているか否かを統計的な手法に基づいて判断する作業であり、ステップワイズ検定や情報量規準を用いて行われることが多い。例えば、例2.1では SOI 指標の主効果が CPUE に影響を与えていないことがステップワイズ検定により確かめられたため、この項を残しておくことは統計的には意味を持たないことになる。このようにして、応答変数である CPUE に影響を与えている要因効果のみを最終的に説明変数として含めることが一般的であり、本研究では同一モデルにおける変数選択と呼ぶことにする。

後者 (複数モデル間におけるモデル比較) は、候補となる複数のモデルを比較して一番良いモデルを選択する作業であり、CPUE モデルと Catch モデルの比較に代表される統計モデル間の比較のみならず、一般化線形モデルとニューラルネットワークの比較など統計的なアプローチとデータマイニング的なアプローチの比較を考える場合も含まれる。本報告では主に統計モデル間の比較 (CPUE モデル vs. Catch モデル) を想定しているが、現状ではこれといった有効な方法がなく、残差プロットなどを見て主観的に判断することが多い。

最初に変数選択に際して、次の2つの方法が広く用いられている。1つは、階層構造を持つモデルに対して使用可能な、尤度比に基づいた Deviance や Pearson カイ二乗統計量 (Dobson, 1990) に基づくステップワイズ検定であり、CPUE モデルでは F 検定が、Catch モデルではカイ二乗検定が用いられる (Shono and Ogura, 1999; Okamoto *et al.*, 2003)。ステップワイズ検定は総当たり法でないため、変数の数が多い場合にも計算の手間が比較的少なくて済む一方、検定のパスによって最終的な結果が異なる可能性がある (例2.2参照) (庄野, 2000)。

もう1つは情報量規準による方法であり、水産資源解析においては AIC (Akaike's information criterion: Akaike, 1973) のみが長い間使用されてきた。しかし近年では一致性を持つ BIC (Bayesian information criterion: Schwarz, 1978) や AIC に有限修正を施した c-AIC (finite correction of AIC: Sugiura, 1978) などの情報量規準も状況に応じて用いられるようになってきている。特に c-AIC は小標本の場合のパフォーマンスが良いこともあり (Shono, 2000)、国際委員会の ICCAT で良く使用されている。また、他の一致性を持つ HQ (Hannan and Quinn, 1979)、BIC と漸近的に同等である MDL 規準 (minimum description length criterion: Rissanen, 1983)、真のモデルが候補となるモデルを含まない場合の選択パフォーマンスを改善する TIC (Takeuchi's information criterion: 竹内, 1976)、AIC におけるペナルティ項の係数を変更した MAIC (Bozdogan, 1987) などの情報量規準も今後使用される可能性があると考えられる。なお、庄野 (2001) は正規誤差を持つ一般化線形モデル (回帰分析モデルや分散分析モデルを含む) において、TIC が AIC と漸近的に同等になることを証明した。

情報量規準による変数選択は、総当たり法で考えると一番良いモデルを一意に決めることが可能である。その一方、説明変数の数 (主効果や交互作用など全て含む) が多い場合には、計算量が膨大となる欠点を持つ。また、over-dispersion Poisson モデルなど疑似尤度の枠組みで考える場合には、AIC など通常の情報量規準は使用することが出来ない。疑似尤度に関する情報量規準として、Burnham and Anderson (1998) は Q-AIC (Quasi-AIC) を提案したが、その信頼性や妥当性には疑問の余地が残っていることもあり、広くは知られていない。そのため、over-dispersion parameter を仮定した場合にはフルモデルと候補となるモデルの対数尤度比統計量をベースにした Deviance (逸脱度) や Pearson 統計量に基づくカイ二乗ステップワイズ検定を用いるのが一般的である。

なお、多くの主効果や交互作用を含む場合、ステップワイズ検定や情報量規準の値に基づいて主効果を取り除いた際に、関連する交互作用も一緒に取り除くべきか含めるべきかについては議論の分かれるところであり、ケース・バイ・ケースで判断することが多い。一般には、医薬品統計分野などでは薬の副作用の観点から残しておくことが多く、工学分野などでは推定精度の観点から取り除くことが多いと思われる。また、CPUE-LogNormal モデル（共分散分析型モデル）におけるステップワイズ F 検定と情報量規準 AIC との間には漸近的な関係が成り立っている（庄野、2000）。

次に複数モデル間におけるモデル選択の問題として、CPUE 標準化のための代表的なモデルである CPUE-LogNormal モデル（式 (2.1)）と Catch-Poisson モデルまたは Catch-NegativeBinomial（式 (2.4)）を比較する問題が挙げられる。現実問題としては、CPUE-LogNormal モデルと Catch-Poisson モデルの両方を使用した CPUE 標準化の計算を行い、標準化残差の傾向をチェックすることが多い。しかし、その比較検討はあくまで主観的なものに過ぎない。そこで、Shono (2001) は CPUE-LogNormal モデルの応答変数を Catch に変更することにより応答変数を揃え、両者の情報量規準による比較を可能にした。

$$E[\log(\text{Catch})] = \log(\text{Effort}) + (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + \dots + (\text{EMT}) + (\text{Interactions}) \tag{2.8}$$

但し $\log(\text{Catch}) \sim N(\mu, \sigma^2)$ とする。

ただし、over-dispersion parameter を持つ Catch-Poisson モデルでは AIC などの一般的な情報量規準が使用出来ない。また Q-AIC と AIC との比較は意味を持たないため、このままでは応答変数を変更した上の CPUE-LogNormal モデルとの比較が難しい。その場合には、Poisson 分布モデルの代わりに負の二項分布を用いることが 1 つの解決策になる。なお、ゼロ・キ

ャッチが存在する場合には、応答変数に対して一律に定数項を足し込む方法では (2.8) 式に対応するモデルが複数考えられるため、2-4-1 節で再び取り上げる。

例2-2. CPUE モデルにおける変数選択の例（庄野 (2000) から抜粋して引用）

本報告では、Hilborn and Walters (1992) による CPUE 標準化の仮想例（Table 2-1, データは多少加工している）を取り上げて、2 元配置分散分析型のシンプルな CPUE モデルにおける変数選択の実際について述べる。

まず、候補となる (2.9) 式の 4 つのモデル (Model-1) ~ (Model-4) を考える。本来であれば、その他に (2.10) 式で表現される候補モデル (Model-5) を考えることが可能である。しかし、(Model-5) ではデータ数よりもパラメーター数の方が多くなってしまっていて推定が不可能なため、ここでは候補となるモデルから外した。

$$\begin{aligned} \text{Model-1: } \text{Log}(\text{CPUE}) &= \text{Intercept} + \text{Error} \\ \text{Model-2: } \text{Log}(\text{CPUE}) &= \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Error} \\ \text{Model-3: } \text{Log}(\text{CPUE}) &= \text{Intercept} + \text{Class} + \text{Error} \end{aligned} \tag{2.9}$$

$$\begin{aligned} \text{Model-4 } \text{Log}(\text{CPUE}) &= \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Class} \\ &+ \text{Error} \end{aligned}$$

但し $\text{Error} \sim N(0, \sigma^2)$ とする。

$$\text{Model-5: } \text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Class} + (\text{Year} * \text{Class}) \tag{2.10}$$

(2.9) 式の 4 つのモデル間の包含関係は式 (2.11) のようになり、Backward に変数を減らしていく形のステップワイズ検定におけるパスは 2 通り考えられる ((2.12) 式)。

Table 2-1. Virtual data for CPUE standardization (loosely based on the data, Hilborn and Walters, 1992). The values show catch rate (tons per hour) for three classes of vessel in four different years

Year	Class-1	Class-2	Class-3
1	0.63	1.03	1.22
2	0.48	0.56	1.26
3	0.33	0.67	0.89
4	0.54	0.48	1.01

$$\begin{aligned} &(\text{Model-1}) \subset (\text{Model-2}) \\ &\cap \qquad \cap \\ &(\text{Model-3}) \subset (\text{Model-4}) \end{aligned} \tag{2.11}$$

$$\begin{aligned} \text{Path-1: } &(\text{Model-4}) \rightarrow (\text{Model-2}) \rightarrow (\text{Model-1}) \\ \text{Path-2: } &(\text{Model-4}) \rightarrow (\text{Model-3}) \rightarrow (\text{Model-1}) \end{aligned} \tag{2.12}$$

ステップワイズ検定の具体的な手順として、(Path-1)では最初に (Model-2) が真という帰無仮説に対して (Model-4) が真という対立仮説を考え、帰無仮説が棄却されたら (Model-4) を選択し、棄却されなければ次のステップに進む。次に (Model-1) が真という帰無仮説に対して (Model-2) が真という対立仮説を考え、帰無仮説が棄却されたら (Model-2) を選択し、採択されたら (Model-1) を選択する。

このようにして、有意水準を 1% としたステップワイズ F 検定により変数選択を行うと、Path-1 では (Model-1) が選択された (庄野, 2000)。(Model-1) は年によるトレンドの違いを持たない非常に単純なモデルである。Path-2 についても同様に考えれば良く、結局 (Model-3) が選択された (庄野, 2000)。例 2-2 では、検定のパスによって最終的な変数選択の結果が異なってしまう。このようなステップワイズ検定におけるパスの一意性が問題になるケースでは、AIC

に代表される情報量規準を用いることが 1 つの解決策になる。

情報量規準による変数選択では、候補となる全てのモデルに対して AIC など情報量規準の値を計算し、その値が一番小さくなるモデルを選択すれば良い。Table 2-2 に示した AIC の値から判断すると、(Model-4) が最終的に選択された (庄野, 2000)。今回の例では、ステップワイズ F 検定による結果と情報量規準 AIC を用いた結果が一致しないが、一般にはこのような手順にてステップワイズ検定や情報量規準によるモデル選択 (変数選択) を行うことが可能である。

2-2-5. 混合効果モデル

CPUE-LogNormal モデルや Catch-Poisson モデルにおける各々の要因は、通常は固定効果として扱われる。しかし、場合によっては (Year), (Area) などの主効果や交互作用を変量効果 (random effect) と考える場合もある (Verbeke and Molenberghs 1997; Little *et al.*, 1996; Searle *et al.*, 1992)。変量効果とは、該当する説明要因がある母集団からランダムに選択された標本であると考えた効果であり、要因効果自身を確率変数と見なしている。これに対して、通常の分散分析型モデルでは、解析するデータ (要因実験でとられた因子水準) のみに推論の興味があり、この場合も含める主効果や交互作用を固定効果 (fixed effect) と呼んでいる。固定効果と変量効果は厳密に区別出来るものではなく、解析者が推論するときの関心によって仮定されることがある。なお、要因のいくつかは固定効果であり、それ以外のものが変量効果であるときのモデルを、一般には混合効果 (mixed effect) モデルと呼んでいる。要因のすべてを固定効果と設定した分散分析型モデルではカテゴリカル変数の水準数が大きくなることもあり、パラメーター数が多いゆえに推定精度が悪くなりがちであるが、変量効果を取り入れることによりパラメーター数が減少し、推定結果が安定

Table 2-2. Result of the model selection using AIC on the data of Table 2-1

Model	AIC
1	16.445
2	20.222
3	6.273
4	2.666

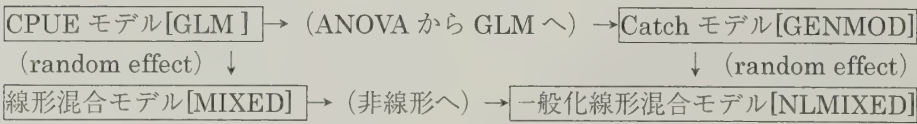


Fig. 2-1. Relationship among the models used for CPUE analysis and the corresponding SAS/STAT procedure.

することも多い。

まぐろ類の CPUE 標準化に変量効果を導入する理由としては、要因効果自身を確率変数と見なすという本来の考え方ではなく、実用的な部分が大きいと考えられる。すなわち、漁業の分布などに基づいて分けられた海区を表すカテゴリカル変数と年の効果との交互作用 ($(\text{Area}) * (\text{Year})$) の存在が、まぐろ類の広い範囲に及ぶ時空間的な移動が認められることから一般に強く示唆されるにもかかわらず、データの欠損ゆえに計算出来ない場合 (分けられたすべてのセルに対してデータが存在しない場合) に、これらの要因に関わる主効果や交互作用を混合効果に設定することが見受けられる (Yokawa and Shono, 2000)。

最近では Catch-Poisson モデルや Catch-NB モデルなどの説明変数に対して変量効果を仮定するモデル、すなわち連結関数を恒等写像以外に設定して正規分布以外の確率分布を仮定するという、いわゆる一般化線形モデルのフレームワークの中での混合効果モデル (Fahrmeir *et al.*, 2001) も使用されるようになってきている。なお、固定効果モデルと混合効果モデルの関係を図示すると、Fig. 2-1 になる。

2-2-6. その他の問題

CPUE 標準化への応用が考えられるその他の統計手法としては、構造方程式モデリング (共分散構造分析) (Bollen, 1989; 狩野, 三浦, 2002; 豊田, 1998a; 2000; 2003) が挙げられるが、現在のところこれら手法の水産分野への適用例はほとんど存在しない。著者らは現在構造方程式モデリングを利用して漁船に装備されている装置類の効果推定に取り組んでおり、(操業機器・探索機器・漁船情報の 3 つの潜在因子を設定して) どの装置類が CPUE に影響を与えているかを測定している。なお、Bayes 流アプローチを利用した一般化線形モデルの CPUE 標準化への適用事例も報告されている (Badcock and Mcallister, 2001)。

また、著者らの CPUE 標準化では漁船に装備されているソナーなどの探索機器や低温畜養装置などの操業機器、漁船や漁具の規模、表面水温や塩分濃度などの環境要因などが CPUE に与える影響について検討を行ってきた (Shono and Ogura, 1999, 2000; Shono *et al.*, 2000)。その結果、多くは過去の知見と一致したが、一部は機器を装備しない場合の CPUE が高くなるという負の効果も認められ、不自然な部分も残ってしまった。これは、ある意味で一般化線形モデルの限界を示していると考えられないこともない。そこで、このような過去の知見と矛盾する負の効果の問題を解決する手段として、漁船の番号を (カテゴリカル変数

として) 要因に取り込むことや一般化線形モデルの代替としてデータマイニング手法が考えられており、後者については 2-3 節で取り上げる。

2-3. データマイニング手法

これまでの一般化線形モデルに代表される統計手法に加えて、近年樹形モデルやニューラルネットワークなどのデータマイニング手法 (Berry and Linoff, 1997; Hastie *et al.*, 2001; Witten and Frank, 2000; 内田, 2002) が、Watters and Deriso (2000) をはじめて CPUE 標準化に使用されるようになってきている。その理由として、数学・物理学・情報科学などから水産資源解析に転向した研究者によってこれらの手法が紹介されたことが挙げられるが、統計モデルによる標準化された年トレンドなどが現状にそぐわないことも多く、観測誤差などのバイアスの大きいデータに対応する斬新かつ有効な手法の登場が期待されていたという背景も一因であると考えられる。

なお、本博士論文でのデータマイニング手法の定義として、与えられた大量のデータの中から有用な規則や仮説を発見するために行われる探索的な方法を表すこととし (寺野, 2002)、統計モデルを構築してからデータをモデルに当てはめるという検証的なアプローチと区別することとする。この寺野 (2002) による分類、すなわち検証的な手法を統計モデルとし、探索的な方法をデータマイニングと分類する定義は一般的なものではなく、あくまで人工知能的な立場からの 1 つの考え方である。異なる考え方の一例として、Tukey (1977) が提案した EDA (exploratory data analysis: 探索的データ解析) が挙げられる。EDA はモデルを仮定する前に現実的な立場でデータの示唆する情報を多面的に捉えるという頑健な探索的手法であるが、統計モデルに分類可能である。しかし、本博士論文では、検証的、探索的な方法をそれぞれ統計モデル、データマイニングと分類する立場に基づいて議論を展開する。なお、データマイニング的なアプローチを大別すると教師付き学習と教師無し学習²に分けられるが、本節では教師付き学習について主に取り上げる。

本節では、まず CPUE 標準化への応用例が存在するデータマイニング手法である樹形モデル (tree-regression models: TRM) とニューラルネットワークについて取り上げて、CPUE 標準化における適用の現状と問題点について説明する。また、一般化線形モデルとの比較も含めて議論されることの多い一般化加法モデル (generalized additive models: GAM) について、先行研究などの紹介を行う。なお、今後の使用が考えられる可能性のあるデータマイニング手法

についても、本節の最後で簡単に取り上げる。

2-3-1. 樹形モデル

樹形モデルは、ある基準に従ってデータセットを複数のサブセットに次々と分割していく手法であり、応答変数が単一である場合の分類問題（判別問題）や回帰問題^{vi}に有用である（Kass, 1980）。樹形モデル分析によって得られたルールは、一般的な高級言語やSQLのようなデータベース言語によって簡単に表すことが出来る。

樹形モデルの代表的な計算アルゴリズムとしては、CART (Breiman *et al.*, 1983; 大 滝 ら, 1998), C5.0 (Quinlan, 1993), CHAID (Hartigan, 1975) などが挙げられるが、大別すると CART 系 (CART, C5.0 など) と CHAID 系 (CHAID など) に分けられる。これらの主な違いとしては、CART 系では量的変数を連続のまま処理を行って最終的な分岐後に枝刈りを行うのに対し、CHAID 系では量的変数を内部でカテゴリカル変数に変換してから計算を行って分岐する際にカイ二乗検定を用いてその必要性を判断することが挙げられる。CART 系アルゴリズムでは分岐の際の多重比較の問題が未解決のままであるため、統計研究者は一般に CHAID 系アルゴリズムを好む傾向にある。

この樹形モデルを一般化線形モデルに代表される統計モデルの代替として CPUE 解析に用いることに対しては、次のようなメリットがあると考えられる。

- いかなる統計分布も仮定することなく、柔軟なモデリングが可能である。
- 重要な要因（説明変数）を自動的に抽出して、グループ化を行う。
- 欠損データに対してロバストである（まぐろ類の広範な時空間的な分布パターンの変化ゆえに極めて有意であると考えられる (Year)* (Area) の交互作用を一般化線形モデルでは欠損データのために検出できないことが見受けられるが、樹形モデルでは原則として交互作用について考慮する必要がない）。
- 一般化線形モデルが持つ技術的な問題（ゼロ・キャッチの問題・モデル比較の問題（CPUE-LogNormal vs. Catch-Poisson など））が解決される。
- 統計分析を実行する前の探索的段階で使用した場合に、データの非線形性や交互作用が検出可能である。具体的には、CPUE 解析を行う前にエリア分けに対して樹形モデルが適用可能であり、その場合には CPUE でなく努力量を出力変数に設定することも可能である (Shono *et al.*, 2001)。

そのため、Watters and Deriso (2000) に始まり、樹形モデルを用いた CPUE 標準化は、これまでに

いくつかの解析例が紹介されている (Shono *et al.*, 2001; Venables and Toscas, 2002)。しかし、上のような長所が存在する一方、使用するアルゴリズム (CHAID vs. CART) による CPUE 年トレンドの違い (Shono *et al.*, 2001), どのようにして CPUE の年トレンドを抽出するか、量的な応答変数に対して推定値が離散になってしまうなどの問題点も残っている。

離散推定値の問題点を克服するために、樹形モデルに対するバギングの使用 (櫻井, 1998) やファジーメンバーシップ関数を用いた分類 (竹澤, 1999) など新しい試みも見られる。また、Venables and Toscas (2002) はバギングを用いたミナミマグロ CPUE の標準化を行っており、今後は要因分析の計算方法も含めて、より良いモデルの開発ならびに改良が望まれる。

2-3-2. ニューラルネットワーク

ニューラルネットワーク (麻生, 1988; Haykin, 1994; Smith, 1996; 吉富, 2000) とは、複雑な環境をモデル化する際に良く使用されている脳や神経系の仕組み (生物の神経細胞の回路で行われている情報処理システム) をモデル化したものであり、現在では様々な社会問題や工学上の問題などに適用されている。具体的には、多数の素子が互いに適当な重みを持って結合されたモデルであり、結合の種類によって相互結合型ニューラルネットワーク (各素子が全て相互に結合されたもの) と階層型ニューラルネットワーク (素子が幾つかの層をなして配列されており、各層間の素子は互いに結合されているが、層内の素子は結合されていないもの) に大別出来る。

ユーザーの立場からすれば、教師無し学習アルゴリズムと教師付き学習アルゴリズムとで分類の方が理解し易く、前者の代表的な例として SOM (self-organization maps, 自己組織化マップ; Kohonen, 1989) が有名であり、後者の代表的な例としては RBFN (radial basis function network, 動径基底関数ネットワーク; Broomhead and Lowe, 1988) や MLEBPN (multi layer error back propagation network, 多層誤差逆伝搬ネットワーク; Rumelhart *et al.*, 1986) が挙げられる。SOM は低次元の格子によって構成された出力層が存在しないニューラルネットワークであり、クラスター分析の代わりに使用されることも多い。RBFN はデータが似たような性質を持つ幾つかのクラスターに分割出来るような場合に有効な方法であり、多変量正規混合分布モデルや多変量正規密度をカーネル関数とする確率密度関数推定とも密接な関係がある。しかし、ソフトウェアなどの対応状況などもあり、教師付き学習アルゴリズムにおいて一般

に広く用いられているのは MLEBPN モデルである。

MLEBPN とは入力層と出力層の間に任意の個数の中間層（隠れ層）を設ける方法であり、入力に対する出力と望ましい出力（教師信号）との誤差を減らすようにニューラルネットワークの各素子の結合加重を修正していく。その際に情報が出力層から入力層に向かって逆方向に伝わっていくことが特徴的である。MLEBPN では、中間層の数を 1 つに設定することが多く、その中間素子数を変更させることによって非線形関数に対する高い関数近似能力を持つ。その上、入出力データに対する制限が少なく（入力・出力ともに離散変数と連続変数の両方が扱える）回帰問題と分類問題の両方が計算可能であり、多くのソフトウェアが開発されていて実行も容易である。後述する水産分野への応用のほとんどが MLEBPN を使用しており、本研究ではこのアルゴリズムのみを取り上げることにする。なお、ニューラルネットワークと統計モデルとの関係については、佐藤（1996）や豊田（1998b）などに詳しく述べられている。

ニューラルネットワークの水産分野への応用としては、加入量・資源量予測や魚種判別の適用例が幾つか見受けられるが（青木、小松、1992; Haralabous and Georgakarakos, 1996; Chen and Ware, 1999 など）、CPUE 標準化への適用例はそれほど多くない。Shono (2002) は、ミナミマグロ資源における過去に漁業が存在して現在は存在しない部分の CPUE 予測を 3 層のエラーバックプロパゲーションを仮定した教師付き学習の典型的なニューラルネットワーク（MLEBPN）を用いて行っている。

ニューラルネットワーク（MLEBPN）においては、入力（原因）と出力（結果）の関係を表す式を記述する必要がなく、非線形かつ柔軟なモデリングが可能であるが、一方では要因分析や（中間層の数の設定をも含めた）モデル選択の難しさなどの問題があり、ブラックボックス的な側面も併せ持っている。また、学習速度が遅く、過学習（over-fitting）が起こりやすいことも指摘されている（Repley, 1994）。要因分析については、説明変数の数が少なくかつカテゴリカル変数の水準数が少ない場合（カテゴリカル変数を想定しているが、連続変数の場合にはカテゴリに置き換える必要がある）には、添字を固定して平均的な予測値を比較することが可能であるが、一般には難しい。ルール抽出に基づく方法も一部のソフトウェアで実装されているが、実用化の域には達していない感もある（Tsukimoto, 2000; 月本、森田, 2000）。そのため、CPUE 標準化の主目的である年トレンドの抽出に対する定まった方法が存在しないという問題は残ったまま

である。

なお、中間層の数の推定に関して、認定可能性の問題ゆえに最尤推定量の漸近的な性質が成立しないため、情報量規準を用いたモデル選択が理論的には不適切である。そのため、クロスバリデーションなどに基づく有効な推定方法の開発が望まれる。

2-3-3. 一般化加法モデル

CPUE 標準化での統計モデルの使用は、1990 年代中頃まで一般化線形モデル（GLM）一辺倒であった。しかし、最近になって平滑化スプライン（smoothing-spline: Whittaker, 1923）などの一般化加法モデル（GAM）（Hastie and Tibshirani, 1990; Simonoff, 1998）も CPUE 標準化に使用されるようになってきている（Wise *et al.*, 2002）。一般化加法モデルは、一般化線形モデルにおける各々の要因効果と応答変数の線形な関係を非線形関数で置き換えたものと解釈することが可能であり、smoothing-spline や局所重み付き多項式回帰（locally weighed polynomial regression: Cleveland and Grosse, 1991）など多くの計算方法が提案されている。

一般化加法モデルを使用する利点としては、何と言っても柔軟なモデリングが可能となることが挙げられる。一般化線形モデルでは、CPUE と要因（説明変数）の間に直線関係あるいは指数関係（応答変数を $\log(\text{CPUE})$ と考えることが多いため）が仮定されるのに対して、一般化加法モデルでは非線形の関係を記述することが可能である。そのため、環境要因などに対して平滑化スプラインを用いることが有効である場合が多い。例えば、ある一定の水温帯で CPUE が高くなっておりその周りの水温帯で CPUE 低くなっている場合には、その関係を一般化線形モデルで記述することは難しいが、表面水温に対してスプライン関数を使用することによって一般化加法モデルによる定式化が可能となる。一般に環境要因などに対して平滑化スプラインなどの手法を用いることが有効である場合が多い。その一方で、一般化加法モデルにおいては自由度の指定方法などの問題も残っている（竹澤, 2001）。SAS や S-Plus などの統計パッケージによる計算も一般化線形モデルと比較して複雑であることから、理論と応用の両面においてこれらの問題点の改良が望まれる。

なお、一般化線形モデルにおいて従来カテゴリカル変数として組み込んでいた要因に対して非線形な仮定を取り入れること（例えば漁業海区を便宜的に区分したカテゴリカル変数の代わりに緯度・経度のスプライン関数を用いることなど）が場合によっては有効であ

ると思われる。しかし、水産資源分野での実際例はほとんど存在しない

2-3-4. その他の手法

その他に CPUE 標準化への応用が考えられるデータマイニング手法としては、グラフィカルモデリング、ベイジアンネットワークなどが挙げられる (Jenson, 2001; Edwards, 2000; 宮川, 1997)。また、2 値分類問題での有効な手法であり、多値判別問題や回帰問題に拡張されている SVM (Support Vector Machine, サポートベクターマシーン: Vapnik, 1998; 麻生ほか, 2003) も将来的には CPUE 標準化に対する有効な方法の 1 つになるのではないかと著者は考えている。現在のところこれらの手法の水産資源解析への適用例は少ないが、因果関係や相関関係を検出するためのデータマイニング手法の今後の発展が期待される。

2-4. 水産資源に特有の問題

本節では、CPUE 標準化における漁業資源特有の問題について論じる。主に観測値がゼロであるデータが含まれている場合の取り扱いとエリアサイズによる重み付けの問題であり、その他としてまき網漁業での努力量の定義や説明変数として標準化に含める要因、ハビタットモデルなどについて取り上げる。

2-4-1. ゼロ・キャッチの取り扱い

CPUE 標準化において広く用いられてきた CPUE-LogNormal モデルについて、応答変数である CPUE に対して自然対数を取っていることから、CPUE がゼロとなるデータは $\log(\text{CPUE}) = -\infty$ になってしまうのでそのままでは取り扱うことが出来ない。このことをゼロ・キャッチ (CPUE=0 と Catch=0 は同じ意味であることからこのような名前が付いたと考えられる) の問題と呼んでおり、標準化の計算を行うために、大きく分けて以下の 2 つの方法が使用されている。

- 1) 全てのデータに対して一定量 (定数項) を足し込む方法
- 2) CPUE がゼロか否かを分けてからゼロキャッチ率を logit モデル ((2.13) 式) によって推定し、ゼロでない部分のみに対して通常のモデル (CPUE モデルや Catch モデルなど) を適用する方法 (Delta 型 2 段階法)

$$E[\log\{R/(1-R)\}] = (\text{Intercept}) + (\text{year}) + (\text{area}) + \dots + (\text{interactions}) + (\log(\text{effort}))$$

但し $R(\text{ゼロ・キャッチ率}) \sim \text{Binomial}(p)$ とする。

(2.13)

1) はユーザーにとって扱い易い反面、区間推定における偏りの原因になってしまう (点推定に関しては、推定値からこの定数項を差し引くことによって偏りを防ぐことが出来る)。また、一定量としてどのような値を取れば良いのか、という問題もある。現状では 1) の方法が多く使用されており、国際委員会の ICCAT などでは CPUE に足し込む一定量として平均 CPUE の 10% が用いられている (ICCAT, 1997)。しかし根拠は不明であり、長所も感じられない。一般には微量の方が区間推定への影響が少ないと感じられるが、データに依存しない形でこのことを示すことは困難である。

Shono (2001) では、CPUE-LogNormal モデルに対する (全ての CPUE データに一律に足し込むための) 値を、複数の候補の中から情報量規準を用いて決定出来ることを示した。また、尤度関数の形に着目してこの定数項の数値的最適化が可能であることを指摘した。この計算は、例えば統計パッケージの SAS においては OR と呼ばれる procedure 中の NLP ステートメントを使用することによって実行可能となる。

$$E[\log(\text{CPUE}+k)] = (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Area}) + \dots + (\text{EMT}) + (\text{Interactions})$$

(2.14)

但し $\log(\text{CPUE}+k) \sim N(\mu, \sigma^2)$ とする。

$$E[\log(\text{Catch}+k \cdot \text{effort})] = \log(\text{effort}) + (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + \dots + (\text{Interaction})$$

(2.15)

$$E[\log(\text{Catch}+\text{const.})] = \log(\text{effort}) + (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + \dots + (\text{Interactions})$$

(2.16)

ただし、ゼロ・キャッチが含まれる場合の CPUE モデルと Catch モデルの比較 (2-2-4 節) に際しては、応答変数を揃えるに当たって注意が必要である。

すなわち、(2.14) 式において $\text{CPUE} (= \text{Catch}/\text{Effort})$ の定義を代入すると (2.15) 式で表されるが、このモデルでは CPUE 年トレンドの抽出が難しい面も持っている。そのため、(2.14) 式の CPUE をダイレクトに Catch に置き換えたモデル ((2.16) 式) を用いることも 1 つの手段であるが、このモデルの仮定は (2.14) 式で表されるモデルと異なっている。その上、Catch モデル ((2.4) 式) では応答変数に定数項が含まれていないのに対し、CPUE モデルの変形版 ((2.15) 式または (2.16) 式) では含まれておりモデルの微妙

な違いも認められる。

そのため、このゼロ・キャッチの問題に対して、出来る限り（以下に説明する）2) の Delta 型 2 段階法を用いるべきと著者は考えており、2) の方法を用いることが定数項を含まない形での CPUE モデルと Catch モデルとの比較を可能にする。

2) の方法では、最初の logit モデル ((2.13) 式) と次の通常モデル (CPUE モデルまたは Catch モデル) を別々に計算することが CPUE 解析において多く行われており、Delta 型モデル（あるいは 2 段階型モデル）と呼ばれている (Lo, 1992; Stefansson, 1996)。なお、logit モデルのみを用いて CPUE 解析を行った例としては、Miyashita *et al.* (2000) が挙げられる。

この Delta 型アプローチは実務家にとって理解し易い部分があり、SAS などの統計パッケージによる解析も比較的容易に行われる。その反面、区間推定が難しい面があり、2つのモデルにおいて有意と認められた要因（説明変数）が異なる場合には、CPUE 年トレンドの推定がかなり複雑になる欠点も併せ持つ。2つのモデル (logit モデルと通常モデル) の尤度を 1 つに書き下して同時に推定することも理論的には可能であり、Zero-Inflat モデルと呼ばれている (Lambert, 1992; Ridoud *et al.*, 2001)。しかし、ソフトウェアによる計算手順が複雑なこともあり、水産資源分野における適用例はほとんど見受けられない。

2-4-2. 面積指数での重み付け

CPUE 標準化の第 1 の目的は年効果の推定であり、抽出された年トレンドは相対的な資源の増減傾向を表している。なぜなら、CPUE は資源量に比例すると考えられているからである。(CPUE と資源量の比例関係が線形か非線形か、あるいはどのような関数形で表すべきかという問題は古くから議論されているが、CPUE 標準化とは直接関係がないこともあり、本報告では割愛したい。)

相対資源量という立場で CPUE を捉えた場合、エリア分けが全て等しいサイズの場合には CPUE と相対資源量は同じことを表すが、個々の海区の大きさが異なり、なおかつ年とエリアの交互作用が認められる場合には、エリアサイズを考慮した補正が必要である。すなわち、推定された CPUE の年効果に相対的なエリアサイズを掛け合わせたものを資源量指数 (abundance index: AI) と呼んでおり、通常は CPUE 推定値に基づいた資源量指数が相対資源量に対応すると考えられている (能勢ほか, 1988; 山田, 田中, 1999)。

$$AI_{ij} = w_j CPUE_{ij} \left(\text{但し } \sum_j w_j = 1 \quad (i: \text{YEAR}, j: \text{AREA}, w_j: \text{AREA}(j) \text{ の相対面積指数) とする} \right) \quad (2.17)$$

この相対面積指数は、式 (2.17) のように年に依存しないと考えることが多い。しかし、一般にまぐろ類は広範囲の時空間的な移動を行い、それに合わせて漁場が変化する場合も多い。そのため、年が経つにつれて漁場が縮小しているような場合に (2.17) 式を用いて資源量指数を計算すると、資源の過大評価につながる恐れもある。

この問題に対して、ミナミマグロ漁業を取り扱っている国際委員会 CCSBT では、(2.17) 式の方法の他に 1990 年代初めから (2.18) 式のような相対面積指数が年に依存するという考え方を取り入れている (CCSBT, 1998)。すなわち漁業の変化に対してエリアサイズも変化させるという方法である。この考え方は (2.17) 式の CS 仮説 (constant square 仮説) に対して VS 仮説 (variable square 仮説) と呼ばれている。

$$AI_{ij} = w_{ij} CPUE_{ij} \quad (2.18) \left(\text{但し } \sum_j w_{ij} = 1 \quad (w_{ij}: \text{YEAR}_{(i)} \text{ かつ AREA}_{(j)} \text{ の相対面積指数) とする} \right)$$

現実問題として、ミナミマグロ資源の CPUE 標準化に際していずれの仮説を用いるかにより、1990 年以降の相対資源量の年トレンドのみならずこれらをチューニングインデックスとして使用している資源評価モデルの結果が全く異なるものになってしまった。すなわち、CS 仮説によると資源状態は上向きであり、VS 仮説に基づく資源は下方に向かっているという結論になる (Takahashi *et al.*, 2001)。

いずれの仮説が現実の状況に良く当てはまっているか、という問題については多く議論が行われているが、本質は漁場の縮小が乱獲によって魚の存在するエリアが狭くなったのか、あるいはその他の原因によるものなのか (規制により操業エリアや漁船の数が減少したからなのか、(漁獲効率のみならず気象条件なども含めて) 良い条件の場所での操業が多くなった結果として操業海域が狭くなったのか)、いずれに多く起因する問題なのか、ということに尽きる。

この問題に対して、Toscas and Thomas (1998) は混合効果モデルの一種である repeated measure の考え方に基づいて、過去に漁獲があつて現在は漁獲

が無いエリアの CPUE を推定しており（論文では空間統計学的手法を用いて補間しているが、repeated measure による推定と読み替えることが可能である）、Shono (2002) はニューラルネットワークを用いて操業がないセルの CPUE 予測を行った。

2-4-3. その他の話題

本節では、これまでに述べられなかった水産資源特有の CPUE 標準化におけるその他の問題について、簡単に整理する。

・努力量の定義

まぐろ漁業における努力量として、はえ縄漁業や竿釣り漁業では針数（1,000hook を 1 単位とする場合が多い）や竿数を使用することが多く、国際委員会等においてもこれらを努力量の定義とすることに対しておおよそのコンセンサスが得られている。しかし、まき網漁業については、探索時間をどのようにカウントするか、あるいは FADs と呼ばれる魚を集めるための人工浮き漁礁の影響をどのように測定するか、など多くの問題点が指摘されており、努力量の定義自体が難しい側面を併せ持つ。実際問題として、まき網漁業の CPUE においては操業日数や操業回数を使用すること（O'Brien *et al.*, 1997; Shono *et al.*, 2000; Soto *et al.*, 2000; Soto *et al.*, 2002）が多く見受けられるが、これらの努力量の定義が漁業の現状にマッチしているかどうかについては注意深く検討していく必要がある。

・努力量の不均一性

一般に努力の絶対量が多い部分と少ない部分でその推定精度に差が出るのは、統計学的に考えれば当然のことである。操業の少ない部分を解析から除くことも一案であるが、この努力量の不均一性を解決するための 1 つのオプションとして、LSMEAN を計算して要因効果を抽出する際にデータ数に応じて重み付けすること^{vii}が考えられる（(2.2) 式）。

・説明変数として取り入れる要因の検討

一般化線形モデルなどを用いた CPUE 解析においては、多くの説明変数が要因として組み込まれている。現状では、年（Year）、海区（Area）、季節（Season）（四半期もしくは月を単位と考える場合が多い）などに加えて、表面水温などに代表される環境要因、漁船に装備されている操業機器や探索機器などの装備類や漁船の規模などの要素、（はえ縄船における）枝縄数などの情報（Yokawa and Shono, 2000）、あるいはターゲット種以外の漁獲の有無などを使用することもある（Shono and Ogura, 2000; Shono *et al.*, 2000）。ややもすると多重共線性などの問題が生じるため、モデルの初期設定（変数選択を行う前に仮定したモデル）

の際には、説明変数間の相関関係について考慮すべきである。また、最初に仮定する要因効果の取捨選択に関しては、主効果のみならず交互作用の条件設定についても十分な注意が必要である。また、統計モデルにおける要因分析に際し、その単調性が想定される効果に関しては説明変数としての組み込み方、すなわち（連続値を有限個のカテゴリに分解して）カテゴリカル変数と設定するか、それとも連続変数と指定するかについて、十分な検討を要する。

・CPUE 解析に使用されるデータの種類の

まぐろ類の商業船による操業データの CPUE は、通常は漁法・魚種・海域（系群）別に標準化されることが多い。これらの漁業データは大きく分けて shot-by-shot と呼ばれる操業毎のデータと（5 × 5 度 / 月別などに）集計を施したデータに分類されるが、データの与える重みなどの問題もあり、一般には操業毎のデータが好ましいと考えられている。しかし、膨大な件数になることもあり、場合によってはデータの入力や加工段階で集計されることも多いため、操業毎のデータと集計されたデータがともに広く使用されている。通常は操業毎のデータが存在する場合にこれを集計する必要はないが、1 つの入力セット（同じ添字を持つ説明変数の組）に対して複数の異なる出力（CPUE）が存在する場合もあるため、ニューラルネットワークなどにおいては注意が必要である。

・ハビタットモデル

1990年代後半から、ハビタットモデル（Hinton and Nakano, 1996）と呼ばれるはえ縄漁具の鉛直分布パターンと漁獲対象種の鉛直分布パターンを用いて、（水域別時期別の魚の鉛直分布確率と漁具のそれとの積の形で）有効努力量を直接推定する CPUE 標準化の方法が、遠洋はえ縄漁業における一部の魚種・海域（南西太平洋や東部太平洋のまぐろ・かじき類など）で使用されている。具体的には、漁具の鉛直分布パターンをはえ縄に装着した小型水深水温計などのデータを基に、漁獲対象種の鉛直分布パターンは魚に装着したポップアップアーカイバルタグなどのデータを基にして推定されることが多い。この方法はかじき類など魚の鉛直方向の分布が非常に浅いところに偏っている場合などに有効であると考えられており、生物データを直接取り扱えるという長所がある。その一方、漁獲対象種の鉛直分布パターンのモデル化が難しいという欠点や、ハビタットモデルにより推定された CPUE の年トレンドが一般化線形モデルによるそれと異なるケースも存在する（Yokawa *et al.*, 2002）。そのため、今後ハビタットモデルと一般化線形モデルとの比較を含めた検討が必要である。

2-5. まとめ

本節では、以上のレビューを踏まえ、本研究で取り上げる重要な3つの問題について、水産資源解析、特にCPUE標準化の観点から概説する。

最初は、CPUEに影響を与えている説明要因（主効果および交互作用）の中でどの変数が統計的に影響を与えているかどうかを判断するという問題であり、(2.19)式で表現されるCPUE-LogNormalモデル（共分散分析モデル）や(2.20)式のCatch-Poisson (or Catch-NegativeBinomial) モデル（一般化線形モデル）を利用する場合には、AIC (Akaike's Information Criterion: 赤池情報量規準) に代表される情報量規準が使用可能である。また、モデルがネスト構造を持つ場合には、F検定やカイ二乗検定に代表されるstepwise検定も利用出来る。

$$\begin{aligned} \text{Log (CPUE)} = & (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Season}) + \\ & (\text{Area}) + (\text{EMT}) \\ & \cdots + (\text{Two-way Interactions}) + \text{error, error} \sim \\ & N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (2.19)$$

$$\begin{aligned} E[\text{Catch}] = & \text{Effort} * \exp\{(\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Season}) \\ & + (\text{Area}) + (\text{EMT}) + (\text{Two_way Interactions})\}, \\ \text{Catch} \sim & \text{Po}(\lambda) \text{ または } \text{NB}(\alpha, \beta) \end{aligned} \quad (2.20)$$

水産資源解析分野では、情報量規準AICのみが伝統的に使用されており、他の情報量規準の例は、これまであまり見受けられなかった。しかし、使用する情報量規準によって最終的なモデル選択（変数選択）の結果が異なることは多くあり、CPUEに影響を与える説明要因の解釈も異なってしまう。第3章では、まず実際例、漁業データを用いて、様々なケースにおける複数の情報量規準によりモデル選択を行い、説明要因の取捨選択結果が異なることを例示した。

さらに、CPUE標準化に使用される一般化線形モデル（回帰分析モデルや分散分析モデルを含む）においても、小標本の場合や大標本の場合など、想定するケースに応じて適切な情報量規準を使用することが必須であると考えている。そこで、主に共分散分析モデルを用いた計算機シミュレーションを行い、具体的には複数の候補モデル（主効果や交互作用など説明要因を組み合わせたもの）の中から真のモデルを設定し、この正しいモデルに基づいて乱数を発生させる実験により、真のモデルを選ぶという選択パフォーマンスを、様々なケースについて測定した。また、ネストモデルにおける情報量規準とstepwise検定の比較シミュレーションを行い、情報量規準の良さやstepwise検定

の有意水準について、詳しく検討した。

なお、これらのモデル選択が水産資源解析に与える影響としては、CPUE標準化の主目的である年トレンド抽出が挙げられ、この問題は要因分析の問題として捉えられる。実際には、(2.21)式で表現されるLSMEANS (least squared means) などを利用して要因分析を行うことが多いが、使用する情報量規準（例えばAICとBICなど）によって抽出されたCPUE年トレンドの微妙な違いが生じる場合もある。実際、この違いが、プロダクションモデルやVPA (virtual population analysis) などの資源評価モデルに標準化されたCPUEをチューニングインデックスとして用いた場合に資源の絶対量推定結果の大きな違いとなって表れることが多く (Fig. B-2, p.85)、このことがCPUE標準化におけるモデル選択（説明変数の取捨選択）の重要性をさらに高めていると考えられる。CPUE標準化におけるモデル選択の問題については、第3章で詳しく議論する。

$$\begin{aligned} \text{CPUE}_i = & \exp\{(\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + (\text{Year} * \text{Area})_i \\ & + (\text{Year} * \text{Season})_i + \dots\} \end{aligned} \quad (2.21)$$

但し

$$\begin{aligned} (\text{Year} * \text{Area})_i &= \frac{1}{N_j} \sum_{j=1}^{N_j} (\text{Year} * \text{Area})_{ij}, (\text{Year} * \text{Season})_i \\ &= \frac{1}{N_k} \sum_{k=1}^{N_k} (\text{Year} * \text{Season})_{ik} \end{aligned}$$

などとする。これらの平均化された項は、単純平均ではなく各々のセルに属するデータ数に応じた重み付け平均とすることもある。

次に、第4章ではミナミマグロ資源を取り上げ、ニューラルネットワークによるCPUE予測と要因分析について論じる。2-4-2節で述べたように、CPUEを相対資源量として捉えた場合、CPUEに相対的なエリアサイズを掛け合わせた資源量指数 (abundance index: AI) をその単位とすることは自然に思われる。

その場合に、(2.22)式（ミナミマグロ資源ではCS (constant square) 仮説と呼ばれる）を用いることが多く行われている。この仮説では便宜的に区分されたサブエリア内で資源密度が一定と仮定しており、ミナミマグロ資源のように過去から現在にかけて漁場が縮小しており、仮に魚がいなくなったことが原因で起きているのであれば、資源量指数を過大推定していることになる。なぜなら、このCS仮説では、操業がなくなった時空間のCPUEを周りの漁業があるそれと同じ、すなわち操業がないセルのCPUEと操業があ

るセルの CPUE の比が 1 と仮定しているからである。

$$AI_{ij} = w_j CPUE_{ij} \left(\text{但し } \sum_j w_j = 1 \quad (i: \text{YEAR}, j: \text{AREA}, w_j: \text{AREA}(j) \text{の相対面積指数}) \text{とする} \right) \quad (2.22)$$

また、漁場の相対的なエリアサイズが年によって変化する、次の (2.23) 式

$$AI_{ij} = w_j CPUE_{ij} \left(\text{但し } \sum_j w_j = 1 \quad (w_j: \text{YEAR}(i) \text{かつ AREA}(j) \text{の相対面積指数}) \text{とする} \right) \quad (2.23)$$

(VS (variable square) 仮説) を使用する場合もあり、漁場縮小の原因が、魚がいなくなったことによるものであるなら、こちらの仮説の方が計算式として適切である。この VS 仮説では、操業のないセルの CPUE を周りと同じではなく 0 と考えており、もし魚がいなくなったことではなく、操業条件の変化、すなわちより漁獲効率が高いエリアに操業が集中するためであるなら、この仮説ではなく、(2.22) 式の CS 仮説がふさわしい。

CS 仮説 (日本が提唱) と VS 仮説 (豪州が主張) の対立は、ハーグの国際司法裁判所に提訴されたミナミマグロ裁判の主要原因と 1 つである。日本は、操業がない時空間に魚がいるのかいないのか、というこ

の問題に対して、1997年から1999年にかけて調査漁獲を行い、操業がないセルと操業があるセルとの CPUE 比を 0.7 程度と推定した。しかし、この調査漁獲はあくまで限定した季節およびエリアで行っており、全体としての結論になりうるかは疑問が残る。

そこで、本研究では教師付きニューラルネットワークを用いて操業がない時空間の CPUE 予測を行い、得られた CPUE 予測値を使用して要因分析 (CPUE の年トレンド抽出) を行うための簡便な分析法を提案する。

最後は、ゼロ・キャッチ問題と呼ばれる、キャッチ、すなわち CPUE がゼロとなるデータが含まれる場合に、(2.19) 式の CPUE-LogNormal モデル (共分散分析モデル) が使用出来なくなる問題であり、第 5 章で詳しく論じる。

この問題に対する現状での回避法は、応答変数である全ての CPUE に微小量 (定数項) を足し込み共分散分析を使用する ad hoc な方法

$$\begin{aligned} \text{Log (CPUE+ (constant_term))} &= (\text{Intercept}) + \\ &+ (\text{Year}) + (\text{Season}) + (\text{Area}) + (\text{EMT}) \\ &+ \dots + (\text{Two-way Interactions}) + \text{error}, \text{ error} \sim \\ &N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (2.24)$$

や、(2.20) 式で表現される Catch モデル、2-4-1 節で記述したゼロ・キャッチ率を logit モデルや probit モデルにより推定し、非ゼロ部分に CPUE (共分散分析) モデルや Catch モデルを使用する Delta 型 2 段階法などが利用されている。

しかし、(2.24) 式の ad hoc な方法は係数の点推定や区間推定に偏りを生じ、Catch モデルではゼロ・キ

i 正確には、 $\sigma^2 I_n$ (但し I_n : n 次の単位行列、 n : データ数) と表記される。

ii エル・ニーニョやラ・ニーニャなどの度合いを表す指標の一つ。太平洋東部のタヒチと太平洋西部のダーウィンの 2 地点の大気圧の差 (両者は逆相関を持つ) に基づいている。

iii offset 変数は線形予測のための 1 つの項として使用されるが、係数パラメーターが導入されない点が通常の変数と異なる、(2.4) 式では連結関数 (link function) を自然対数に設定しているため、(Effort)^a の形を仮定して、すなわち $a \cdot \log(\text{Effort})$ の形において $a = 1$ に固定したものと考えれば良い。なお、場合によってはこの指数部分のパラメーター a を推定することも可能である。

iv 現在は SAS や S-Plus、SPSS などの統計パッケージによる計算が主流になっているが、中でも SAS は大規模データの定型的な処理に向いていることもあり、細かいカスタマイズが得意な S-Plus や R と並び、水産資源解析分野では多く使用されている。

v 教師付き学習とは、原因 (要因効果) を表す入力変数 (説明変数) に対応する出力変数 (応答変数) が存在する場合における学習方法であり、データの因果関係を調べることを主な目的とする。教師無し学習とは、結果系の変数が存在しない場合における学習方法であり、データの相関関係を調べることを主な目的とする。統計モデルとの関連で言うと、前者に対応する手法として重回帰分析や分散分析、一般化線形モデルなどが、後者に対応する方法として因子分析や主成分分析、クラスター分析などが挙げられる。

vi 一般に、分類問題 (判別問題) とは原因に対する結果系変数が離散である場合の推定問題を指し、回帰問題とは結果系変数が連続である場合の推定問題を指す。

vii 各セルの重みを同じとした通常の平方和 (Type III) と並んで、データ数に応じた重み付けを行った平方和 (Type II) も SAS や S-Plus などの統計ソフトウェアに装備されている。しかし、データ数の不均一性も含めた様々な要因効果の除去という CPUE 標準化の目的からすると Type II 平方和の多用は問題があると著者は考えており、まぐろ類の CPUE 解析においても一般に Type III 平方和が広く使用されている。

ヤッチ率が極端に高い場合や裾が広い fat tail な分布（ゼロ・データが多い一方で多数獲れているケースも存在する場合）では、確率関数形が現実とマッチしないことが多い。また、Delta 型 2 段階モデルやその尤度関数を数珠繋ぎにしてパラメーターを同時推定した Zero-Inflated モデルでは計算が複雑な上、2 つのステップでのモデル選択結果が異なる場合もあり、欠点は解消されていない。

そこで、第 5 章では Tweedie 分布 (Tweedie, 1984; Jorgensen, 1997) と呼ばれる確率過程の一種である複合 Poisson 分布の概念を拡張したモデルを用いて、ゼロ・キャッチが含まれるデータの解析を行った。Tweedie モデルは、ゼロ・データを統一的に取り扱える特徴がある。

本博士論文では、ゼロ・データが 10% 程度のインド洋における日本のはえ縄商業船によるキハダ資源、およびゼロ・データが 80% を超える北太平洋における日本のはえ縄公庁船によるクロトガリザメ資源を例として、CPUE 標準化を行った。現実の漁業データゆえに、n-fold cross-validation というデータをランダムに n-分割して一部のサブセットにおける CPUE の値を予測する手法を用いて、Tweedie モデルと従来法 (ad hoc な方法や Catch-NegativeBinomial モデル) と比較を行った。比較のための尺度としては、観測値と予測値の Pearson's 相関係数および平均二乗誤差 (MSE: mean squared error) を使用したが、このフレームワークは第 4 章のニューラルネットワークの性能評価に対しても使用している。

第 3 章 CPUE 解析における統計モデル選択情報量基準とステップワイズ検定の取り扱い

3-1. はじめに

第 3 章では、遠洋域に生息するまぐろ・かつお類の CPUE 解析に多く用いられている CPUE-LogNormal モデル (共分散分析モデル) (式 (3.1)) を主に取り上げて、水産分野で広く知られている AIC (Akaike's information criterion, 赤池情報量基準) (Akaike, 1973) に代表される様々な情報量基準や、F 検定やカイ二乗検定などを含めた stepwise な統計的検定によるモデル選択、すなわち説明変数の取捨選択について、詳細に検討する。

$$\begin{aligned} \log(\text{CPUE}) = & (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Area}) + \\ & (\text{Season}) + \cdots + (\text{Two_way Interactions}) + (\text{Error}), \\ \text{Error} \sim & N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (3.1)$$

注) ここでは (Two_way Interactions) が 2 要因の積の形で表現される交互作用 (e.g. (Year)* (Area)) を表すこととする。

2-2 節でも統計的モデル選択の現状について紹介したが、情報量基準や stepwise 検定などによる統計的なモデル選択は、CPUE 標準化において CPUE に影響を与えていると考えられる要因の主効果および交互作用が統計的に判断して本当に影響を与えているか否かを判断するという重要な役割を担っている。また、このモデル選択の結果は、CPUE 標準化の主目的である年トレンド推定にも大きな影響を与えており、どのモデルを使用するによって、LSMEANS (least square mean) などによる抽出された CPUE 年トレンドが大きく異なることも珍しくない。現状では、情報量基準 AIC もしくは Backward に変数を減らしていく stepwise 検定がまぐろ類の CPUE 解析において広く利用されているが、以下に示すような誤った使い方も多く、非常に問題である。

まず、情報量基準については、AIC のみが伝統的に使用されており、経済分野などで多用されている BIC (Bayesian information criterion, ベイズ情報量基準) (Schwarz, 1978) などの使用例は、非常に少ないと考えられる。AIC は条件によっては、真のモデルよりもパラメーター数が多い複雑なモデルを選ぶ傾向のあることが知られており、真のモデルを選ぶという選択パフォーマンスの観点から様々な条件下で、様々な情報量基準を用いたシミュレーションによる精度検証が、本章の主要なテーマである。また、基本的に情報量基準は候補となるモデルの中で総当りを行い、その値が一番小さいモデルを選択する必要があるが、一部のモデルのみを用いて stepwise に選択することも現に行われており、(統計パッケージの stepwise AIC などの機能を使用) 注意が必要である。

一方、stepwise な統計的検定については、回帰分析や分散分析を含めた共分散分析モデルでは F 検定を、誤差構造として正規分布以外の確率密度関数を仮定した一般化線形モデルではカイ二乗検定を使用することが一般的である。

Backward に変数を減らしていく場合を含め、検定のパスによって最終的なモデル選択結果が異なる場合もあり注意を要するが (2-2 節)、実際には統計パッケージの出力結果から P-値の一番大きい変数を順に除去していくというパスを全てチェックしない方法や、時には P-値が有意水準を越えている値を一度に複数 delete するなどの乱暴な方法が使用されており、警告に値すると感じる。

本章では、まぐろ類の CPUE 標準化を想定した、小標本の場合 (3-2節)、大標本の場合 (3-3節)、ネスト構造を持つ場合 (3-4節および3-5節)、正規混合分布モデル (3-6節) などにおける様々な情報量規準の良さについて、理論的な考察や実際例の解析、計算機シミュレーション実験などを通じて、stepwise 検定との比較も交えて詳細に検討する。特にシミュレーションに関して、共分散分析モデルなどのフレームワークを仮定して真のモデルに基づく乱数を発生させ、説明要因の組み合わせを変化させた複数の候補モデルの中から正しいモデルを選ぶという選択パフォーマンスの観点から、情報量規準や stepwise 検定の良さについて検証することを目的とする。

この真のモデルを選ぶ確率を最大にするという考え方 (事後確率最大化) は BIC 系統の情報量規準導出のコンセプトになっている。一方で、AIC 系統の情報量規準は、観測値と推定値の間の差異を少なくするという考え方 (予測誤差最小化) に基づいて導出されている。第3章では、CPUE 標準化の究極の目的、すなわち現実の漁業の状況を把握するという目標に照らし合わせて、真のモデルを選ぶ選択パフォーマンスのチェックによる計算機実験の方法が、予測誤差最小を目的にした方法よりも現状にマッチしており適切と考えたため、このような事後確率最大化に基づくシミュレーションを行った。実際、まぐろ類に関する国際漁業委員会での資源解析では、外交および国際漁業交渉の観点から、水産資源管理における政策決定に使用するためには、候補に挙げられたどのモデルが正しいのか、すなわち漁業の現状をより正確に規定しているか、ということが極めて重要であり、予測よりも真のモデルの選定に主眼が置かれている。

また、本章での複数のモデルの中から正しいモデルを選ぶ選択パフォーマンスのチェックに関する計算機実験では、候補となるモデルの中に真のモデルが含まれていることを前提としている。CPUE 解析の多くは、真実をモデル化出来ないまでも、現実の漁業の状況にマッチしたモデルが構築可能であると考えられるためであるが、この前提条件が崩れた場合には、BIC 系統の情報量規準を持つ良い性質である一致性 (第3-3節参照) を満たさなくなるため、これらのシミュレーションにおける仮定の妥当性も含めた詳細な検証が必要である。

なお、これらの解析結果は、主に庄野 (2000)、Shono (2000)、庄野 (2001)、Shono (2005)、庄野 (2006) の5つの論文から引用している。

3-2. 小標本における AIC の有限修正の有効性

AIC は導出過程において最尤推定量の一致性或漸近正規性など漸近理論を用いているため (庄野, 2000)、小標本の場合には大きなバイアスが生じる。Sugiura (1978) は AIC の導出で最尤推定量の漸近正規性を用いてカイ二乗近似を行った部分に工夫を凝らして、exact にカイ二乗分布に従う統計量を用いることにより漸近理論の使用を回避した情報量規準 c-AIC (finite correction of Akaike's information criterion: AIC の有限修正) を提案しており、その形は

$$c\text{-AIC} = -2 * l(\hat{\Theta}) + \frac{2np}{n-p-1} = \text{AIC} + \frac{2p(p+1)}{n-p-1} \quad (3.2)$$

と表される。但し、 n : 標本数、 p : 未知パラメーター数、 $l(\cdot)$: 対数尤度関数、 Θ : 未知パラメーターベクトル、 $\hat{\Theta}$: Θ の最尤推定量、を表す。以下同様。

この c-AIC は一般化線形モデルにおける連結関数が恒等写像でかつ正規誤差を持つ場合にのみ適用可能であるが、小標本の場合、特に標本数が25ないし50以下の場合には極めて有効である (坂本ほか, 1983)。

また、この c-AIC はパラメーター数 p の標本数 n に占める割合 p/n が大きい場合、すなわち p/n が $1/3$ ないし $1/4$ を超えるような場合に有効である。AIC ではパラメーター数を標本数に近づけていったときに、望ましい性質である一致性 (一致性については3-3節に記載) が成立しないために偏りが生じるが (Shibata, 1976)、小標本の場合と同じく、c-AIC を用いることによってモデルの選択パフォーマンスが改善する (Sugiura, 1978; Hurvich and Tsai, 1989, 1991)。

なお、c-AIC は漸近的には AIC と同等であり、正規誤差を持つ一般化線形モデル (重回帰分析モデル・分散分析モデル・自己回帰モデルなどを含む) の場合にのみ適用可能であるため注意を要するが、水産資源解析における CPUE 標準化に多く使用される CPUE-LogNormal モデルには利用可能である。

本節では、Shono (2000) に倣い、サクラマス成長曲線を扱った実際例において使用する情報量規準によりモデル選択結果が異なることを示すとともに、CPUE 標準化を想定した小標本の場合 (そして p/n が大きい場合) における二元配置分散分析モデルを使用して計算機シミュレーションを行い、c-AIC の真のモデルを選ぶ選択パフォーマンスが AIC のそれに比べて高いことを示す。

3-2-1. サクラマス成長曲線による様々な情報量規
準を使用したモデル選択

ここでは、Table 3-1に示す小標本（サンプルサ
イズが18）におけるサクラマスの年齢・成長データ
（Kiso *et al.*, 1992）を使用し、成長曲線の推定を通じ
て、c-AICを含む3つの情報量規準（AIC, BIC and
c-AIC）によるモデル選択の結果比較を行った。
成長式としては、水産生物に広く適用されている
von Bertalanffy, Gompertz, logistic の3種類(式(3.3))
を使用し、季節変化のパターンとして4種類（式(3.4)

のBase, 1, 2, 3), 計12種類の成長式に対して対数正規
誤差構造を仮定し、3つの情報量規準によりモデル選
択を行ったところ、Table 3-2の結果が得られた。

growth formulae :

$$L(t)=L_{\infty}[1-\exp\{-K(t-t_0)\}] \text{ (Von Bertalanffy)}$$
$$L(t)=L_{\infty}\exp[-\exp\{-K(t-t_0)\}] \text{ (Gompertz)}$$
$$L(t)=\frac{L_{\infty}}{1+\exp\{-K(t-t_0)\}} \text{ (Logistic)} \tag{3.3}$$

patterns of seasonal change : $t \rightarrow F(t)$

$$F(t)=t \text{ (Basic-type),}$$
$$F(t)=t+\frac{A}{2\pi}\sin2\pi(t-t_1), \text{ where } A\geq 0 \text{ (type-1)}$$
$$F(t)=t+\frac{A}{2\pi}\sin2\pi(t-t_1)+\frac{B}{4\pi}\sin4\pi(t-t_1), \text{ where } A\geq 0 \text{ (type-2)}$$
$$F(t)=t+\frac{A}{2\pi}\sin2\pi(t-t_1)+\frac{C}{6\pi}\sin6\pi(t-t_1), \text{ where } A\geq 0 \text{ (type-3)}$$
$$\tag{3.4}$$

この結果、いずれが現実に近いかは判断不能である
が、AIC は BIC や c-AIC に比べて季節変化部分のパ
ラメーター数が多い複雑なモデルを選択しており、オ
リジナル論文では AIC による選択のみ行っていたが、
使用する情報量規準が成長曲線の選択という本質的な
問題になりうることを、示唆している。

3-2-2. CPUE 標準化を想定した二元配置分散分析モ
デルを使用した計算機実験

ここでは、小標本の場合や p/n が大きい場合に対
応する計算機実験を分散分析型モデルによって行い、
情報量規準 c-AIC の優位性を示す。繰り返し数2の
2元配置分散分析型モデルを仮定して式(3.5)の

Table 3-1. Data for fluviatile masu salmon in
rivers of the southern Sanriku district (Kiso
et al., 1992)

Month of age	Year of age	Mean length
2	0.17	1.79
3	0.25	2.33
4	0.33	2.51
5	0.42	2.97
6	0.50	4.49
7	0.58	6.93
8	0.67	7.33
9	0.75	8.00
10	0.83	10.81
11	0.92	11.68
12	1.00	12.53
13	1.08	13.90
14	1.17	12.30
15	1.25	13.10
16	1.33	15.59
17	1.42	15.60
18	1.50	16.08
19	1.58	16.80

Table 3-2. Results of the model selection by three information criteria (AIC,
BIC and c-AIC) using the data for mean length of fluviatile masu salmon from
Table 3-1

Formulae	Type	n	p	AIC	BIC	c-AIC
Bertalanffy	Basic	18	2	134.75	136.53	135.82
Gompertz	Basic	18	2	49.49	51.27	50.56
Logistic	Basic	18	2	52.98	54.76	54.05
Bertalanffy	1	18	4	15.48	19.04*	18.56*
Gompertz	1	18	4	16.20	19.76	19.28
Logistic	1	18	4	17.94	21.50	21.02
Bertalanffy	2	18	5	16.03	20.48	21.03
Gompertz	2	18	5	15.88	20.33	20.08
Logistic	2	18	5	19.52	23.97	24.52
Bertalanffy	3	18	5	16.30	20.75	21.30
Gompertz	3	18	5	14.69*	19.14	19.69
Logistic	3	18	5	19.25	23.70	24.25

* The minimum value in each information criterion.

Model-Ⅲを用いてデータを発生させ、3つの情報量規準（AIC, BIC, c-AIC）によってモデル選択を行ったときに、式（3.5）の4つのうちどのモデルが選択されるかについての計算機実験を、それぞれ100回ずつ行った（Shono, 2000）。

- Model-I : $\text{Log (CPUE)} = \text{Intercept} + \text{Error}$ (但し $\text{Error} \sim N(0, \sigma^2)$)
- Model-II : $\text{Log (CPUE)} = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Error}$ (3.5)
- Model-Ⅲ : $\text{Log (CPUE)} = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} + \text{Error}$ (True model)
- Model-Ⅳ : $\text{Log (CPUE)} = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} + (\text{Year} \cdot \text{Area}) + \text{error}$

ちなみに、今回の実験での標本数は24 (=12*2)、パラメーター数は最大で12となる。また、計算機実験に使用した誤差項の分散の値（3種類）及びデータ発生に用いた真のモデルでの応答変数の値（2種類：Table 3-3）を組み合わせたシミュレーションでのシナリオは次のようになる。また、結果はTable 3-4の通りだが、すべてのシナリオにおいてc-AICの選択パフォーマンスはAICやBICのそれと比べて良くなっている。ただし、c-AICとBICはAICに比べてパラメーター数の少ない単純なモデルを選択しやすい傾向にあるため、パラメーター数の多い複雑なモデルを想定したケース等、場合によっては注意を要する。

— 6種類の計算機実験シナリオ —

- Case-1: Dataset-1 and $\sigma^2=0.10$
- Case-2: Dataset-1 and $\sigma^2=0.15$
- Case-3: Dataset-1 and $\sigma^2=0.20$
- Case-4: Dataset-1 and $\sigma^2=0.25$.
- Case-5: Dataset-2 and $\sigma^2=0.05$.
- Case-6: Dataset-2 and $\sigma^2=0.10$.

3-3. 大標本における一貫性を持つ情報量規準

情報量規準 AIC は前節で述べたような小標本の場合のみならず、大標本においてもパラメーター数の多い複雑なモデルを選ぶ可能性が高い。具体的には、

$$\text{AIC} = -2 * l(\hat{\theta}) + 2p \approx -2 * l(\hat{\theta}) \quad (\text{as } n \rightarrow \infty)$$
 (3.6)

と書けることから、標本数が大きくなると対数尤度関数の値に比べて定数項の占める割合が小さくなり、このペナルティ項の効力がほとんどなくなってしまうからである。水産資源解析分野におけるまぐろ類の

Table 3-3. Dataset on the model of CPUE standardization for computer simulation, which corresponds to the analysis of variance model with two-way layout and two replicates

Dataset-1			
Year	Area-1	Area-2	Area-3
1	1.0, 1.0	0.8, 0.8	1.2, 1.2
2	0.9, 0.9	0.72, 0.72	1.08, 1.08
3	1.1, 1.1	0.88, 0.88	1.32, 1.32
4	0.8, 0.8	0.64, 0.64	0.96, 0.96

Dataset-2			
Year	Area-1	Area-2	Area-3
1	1.0, 1.0	0.9, 0.9	1.1, 1.1
2	0.95, 0.95	0.855, 0.855	1.045, 1.045
3	1.1, 1.1	0.99, 0.99	1.21, 1.21
4	0.9, 0.9	0.81, 0.81	0.99, 0.99

Table 3-4. Summary of computer experiments (frequency of selecting the correct model of an ANOVA in 100 replicates of the simulation)

Model	AIC	BIC	c-AIC
Case-1			
I	0	0	0
II	0	0	0
III(true)	65	89	100
IV	35	11	0
Case-2			
I	0	1	1
II	0	1	1
III(true)	65	90	98
IV	35	8	0
Case-3			
I	0	12	13
II	1	1	3
III(true)	65	76	84
IV	34	11	0
Case-4			
I	6	28	31
II	1	1	2
III(true)	57	64	67
IV	36	7	0
Case-5			
I	0	0	0
II	0	0	0
III(true)	63	88	100
IV	37	12	0
Case-6			
I	0	6	7
II	1	2	2
III(true)	58	78	91
IV	41	14	0

CPUE 標準化では、shot-by-shot と呼ばれる操業毎のデータを取り扱うことが多く、標本数が数十万件になることも少なくないため、慣用的に AIC を使用することに関しては十分な注意が必要である。

また、大標本における漸近的な性質の良さを表す一貫性 (consistency) は、情報量規準について、(3.7) 式で表される。

$$\Pr [IC (M_j)=IC (M)] \rightarrow 1 \quad (\text{as } n \rightarrow \infty) \tag{3.7}$$

但し M: 真のモデル, Mj: 候補となるモデル, IC: 情報量規準 とする。

AIC の一貫性は p/n が一定で $n \rightarrow \infty$ のときには満たされる (Shibata, 1976)。しかし、 p を固定したまま $n \rightarrow \infty$ としたときには成立しないため、前節で述べた大標本において偏りが生じる原因になりうる。

この欠点を修正した式 (3.7) の一貫性をもつ規準として、BIC (ベイズ情報量規準, Bayesian information criterion : Schwarz, 1978) や HQ (Hannan and Quinn, 1979), CAIC (Consistent AIC : Bozdogan, 1987) などが提案されており式 (3.8) のような形になる。但し、HQ における c は 2 より大きい任意定数とする。

$$\begin{aligned} \text{BIC} &= -2 * l(\hat{\Theta}) + p \log n \\ \text{HQ} &= -2 * l(\hat{\Theta}) + c p \log \log n \\ \text{CAIC} &= -2 * l(\hat{\Theta}) + p \log n + p \end{aligned} \tag{3.8}$$

BIC は $n \rightarrow \infty$ の場合に一貫性を持つものの、漸近理論による導出過程で評価の甘さもあり、真のモデルよりパラメーター数の少ない単純なモデルを選択しやすい傾向が認められる。精確には、Neath and Cavanaugh (1997) による

$$\begin{aligned} \text{CAICF} &= -2 \log L(\hat{\Theta}) + p \{ \log(n) + 2 \} + \log |I(\hat{\Theta})| \\ &\left(\text{但し } I(\Theta) := E \left[\frac{\partial l(\Theta)}{\partial \Theta} \frac{\partial l(\Theta)}{\partial \Theta'} \right] (\Theta \text{ の Fisher 情報行列}), \right. \\ &\quad \left. | \cdot | : \text{行列式, とする} \right) \end{aligned} \tag{3.9}$$

が正しいと思われるが、Fisher 情報行列の行列式の計算は困難なケースが多い。

なお、HQ は c が 2 より大きい定数という条件になっているため、現実のモデルに適用するためには、何らかの方法でこの定数 c の値を設定してやらなければならない。また、CAIC は共分散構造分析などで多く用いられているが、ペナルティ項の重みは BIC より

も大きいことには、注意が必要である。

そこで、本節では最初に大規模まぐろ漁業データによる CPUE 標準化 (共分散分析モデル) を通じて、AIC および 3 つの一貫性を持つ情報量規準 (BIC, HQ and CAIC) によるモデル選択を行い、比較検討する。次に、回帰分析型の計算機シミュレーション実験を行い、一貫性を持つ規準の選択パフォーマンスを詳しくチェックする。また、これら 4 つの情報量規準 (AIC, BIC, HQ and CAIC) のペナルティ項の大きさに着目して理論的・数値的な考察を行うとともに、HQ における定数項 c の定め方についても検証する。

3-3-1. インド洋キハダ資源の CPUE 標準化 (情報量規準によるモデル選択)

ここでは、大標本 (サンプルサイズが 41,504) におけるインド洋キハダ資源の漁獲量・努力量データ (Shono *et al.*, 2002) を使用し、共分散分析モデルによる説明要因効果の推定を通じて、AIC および一貫性を持つ 3 つの情報量規準 (BIC, HQ and c-AIC) によるモデル選択の結果比較を行った。HQ の定数項は 2.01 及び 2.71 を使用したが、前者はペナルティ項を考えうる範囲で出来るだけ小さく、後者はペナルティ項の重みを BIC とほぼ同等にする、という考え方に基づいている。以下、Table 3-5, Table 3-6, Fig 3-1 にそれぞれ候補となるモデル (説明要因の組み合わせ) の概要、モデル選択の結果、抽出された CPUE の年トレンドを示す。

Table 3-6 のモデル選択結果を見ると、AIC はパラメーター数の多い一番複雑なモデル (Model-13) が、BIC および CAIC は比較的参数数の少ない単純なモデル (Model-9) が、HQ は c が 2.01 と 2.71 のいずれに設定した場合にも両者の中間のモデル (Model-12) が選択された。

水準間の重みを一定とした Type III 型の LSMEANS (least squared means) に基づいて抽出された CPUE 年トレンドは、全体的には良く似ているが、1970 年以降に多少の違いも認められるため、CPUE 年トレンドの微妙な違いが資源推定の絶対値の大きな違いになって表れることも多くあるため (付録 B: 例 B-1, p.84), 資源評価モデルのチューニング・インデックスとして使用する場合には、注意が必要である。

3-3-2. 大標本における回帰分析型シミュレーションによる情報量規準の比較

次に、大標本における回帰分析型シミュレーションを通じて、一貫性を持つ 3 つの情報量規準及び AIC による (正しいモデルを選ぶという観点から) 選択パ

Table 3-5. ANOVA models for CPUE standardization of yellowfin tuna in the Indian Ocean (Shono *et al.*, 2002)

Model	Intercept	Effect			Interaction		
		Year	Month	Area	Year*Month	Year*Area	Month*Area
1	○	○					
2	○	○	○				
3	○	○		○			
4	○	○	○		○		
5	○	○		○		○	
6	○	○	○	○			
7	○	○	○	○	○		
8	○	○	○	○		○	
9	○	○	○	○			○
10	○	○	○	○	○	○	
11	○	○	○	○	○		○
12	○	○	○	○		○	○
13	○	○	○	○	○	○	○

Model-1: $\log(CPUE + k)_i = (Intercept) + (Year)_i + (error)_i,$
Model-2: $\log(CPUE + k)_{ij} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (error)_{ij},$
Model-3: $\log(CPUE + k)_{ik} = (Intercept) + (Year)_i + (Area)_k + (error)_{ik},$
Model-4: $\log(CPUE + k)_{ij} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Year * Month)_{ij} + (error)_{ij},$
Model-5: $\log(CPUE + k)_{ik} = (Intercept) + (Year)_i + (Area)_k + (Year * Area)_{ik} + (error)_{ik},$
Model-6: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (error)_{ijk},$
Model-7: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Year * Month)_{ij} + (error)_{ijk},$
Model-8: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Year * Area)_{ik} + (error)_{ijk},$
Model-9: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Month * Area)_{jk} + (error)_{ijk},$
Model-10: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Year * Month)_{ij} + (Year * Area)_{ik} + (error)_{ijk},$
Model-11: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Year * Month)_{ij} + (Month * Area)_{jk} + (error)_{ijk},$
Model-12: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Year * Area)_{ik} + (Month * Area)_{jk} + (error)_{ijk},$
Model-13: $\log(CPUE + k)_{ijk} = (Intercept) + (Year)_i + (Month)_j + (Area)_k + (Year * Month)_{ij} + (Year * Area)_{ik} + (Month * Area)_{jk} + (error)_{ijk},$

where $(error)_{ijk}$ is normally distributed with mean 0 and variance σ^2 ;
 $CPUE$ is the nominal CPUE (number of yellowfin catch per 1000 hooks);
 $Year$, 1960-2000; $Month$, 1-12; $Area$, 1-6; k , constant term (we set to 0.1 here)

Table 3-6. Results of model selection by four information criteria (AIC, BIC, CAIC and HQ) using the data for IOTC yellowfin tuna (Shono *et al.*, 2002)

Model	n	p	AIC	BIC	HQ(c=2.01)	CAIC	HQ(c=2.71)
1	41504	41	153084.3	153438.2	153197.1	153479.2	153264.9
2	41504	52	151898.9	152347.9	152042.0	152399.9	152128.0
3	41504	46	144724.9	145122.0	144851.4	145168.0	144927.6
4	41504	492	150779.2	155026.9	152133.0	155518.9	152947.2
5	41504	246	143243.4	145367.3	143920.3	145613.3	144327.4
6	41504	57	143212.2	143704.3	143369.1	143761.3	143463.4
7	41504	437	141981.5	145754.4	143184.0	146191.4	143907.1
8	41504	257	141615.2	143834.0	142322.3	144091.0	142747.6
9	41504	112	141863.5	142830.5	142171.7	142942.5	142357.1
10	41504	697	140492.7	146510.3	142410.6	147207.3	143564.0
11	41504	552	140870.9	145636.6	142389.8	146188.6	143303.3
12	41504	312	140216.1	142909.8	141074.7	143221.8	141591.0
13	41504	752	139230.8	145723.2	141300.0	146475.2	142544.4

Remark) Bold type shows the minimum value in each of information criterion.

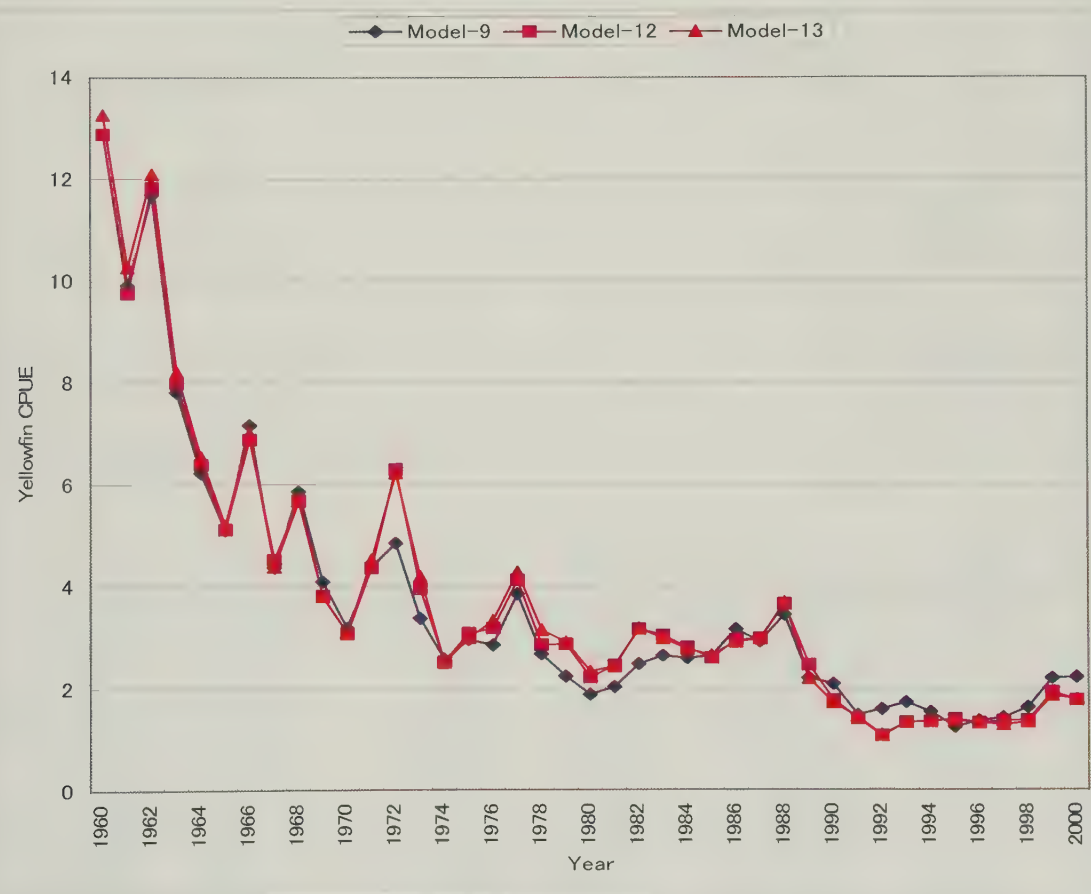


Fig. 3-1. Three catch per unit effort (CPUE) year trends for yellowfin tuna in the Indian Ocean obtained from the best models (Model 9, Model 12 and Model 13) based on each information criterion: Akaike Information Criterion (AIC), Bayesian Information Criterion (BIC), consistent AIC (CAIC), Hannan-Quinn (HQ; c=2.01) and HQ (c=2.71).

パフォーマンスの評価を行った

シミュレーションの概要は以下の通りであるが、説明変数の分布形としては次の3つを取り入れた(特に、Case-3は変数間に相関を持つ場合に対応)。

• 候補となるモデル

Model-b: $Z = A + B \cdot X + e$
Model-c: $Z = A + B \cdot X + C \cdot Y + e$
Model-d: $Z = A + B \cdot X + C \cdot Y + D \cdot (X \cdot Y) + e$
(3.10)

注) 誤差項 e は、平均0、分散 σ^2 を持つ正規分布に従うことを仮定した。

• 真のモデル (Model-c)

$Z = 1 + X + Y + e, e \sim N(0, \sigma^2)$ (3.11)

注) True model における回帰係数 (A, B, C) の値はすべて1.0と設定した。

• 説明変数の仮定された確率分布

Case-1: $X_i, Y_i \sim \text{i.i.d. } U(0, 1)$ (一様分布)
Case-2: $X_i, Y_i \sim \text{i.i.d. } N(0, 1)$ (正規分布)
Case-3: $(X_i, Y_i) \sim N(0, 0, 1, 1, (\rho = 1/\sqrt{3}))$ (2変量正規分布)

注)i.i.d.: 互いに独立同一分布に従うという意 ρ : 確率変数 X と Y の相関係数

また、その他の条件は次の通りであり、シミュレーションにおけるシナリオの組み合わせを Table 3-7に、真のモデルを選ぶ選択パフォーマンスに関するモデル選択結果を Table 3-8に示した。

- 標本数 Set-A: $n=1000$, Set-B: $n=500$
- 繰り返し数 (i.e. データセット): 1000

- 残差分散 (σ^2) の大きさ
Option-1: 分散が小さい場合 (一様乱数 (Case-1) では $\sigma^2=1$ とし、正規乱数 (Case-2 and Case-3) では $\sigma^2=2.89$ と設定)
Option-2: 分散が大きい場合 (一様乱数 (Case-1) では $\sigma^2=2$ とし、正規乱数 (Case-2 and Case-3) では $\sigma^2=7$ と設定)
- 情報量規準 HQ における定数項 c の仮定
HQ-1: 2.01, HQ-2: 2.71

Table 3-8から判断する限り、一貫性を持つ情報量規準 (BIC, HQ and CAIC) の選択パフォーマンスは一貫性を持たない情報規準である AIC のそれと比べて全般的に極めて良くなっており、標本数500ないし1,000程度でもその良さが確認された。

ただし、説明変数間に相関が認められる場合 (特に標本数が500のシナリオ LN2B (No.12)) には一貫性を持つ情報量規準の優位性が見られないこともあり、共変量間の相関を持つ場合の影響を評価するため、2変量正規分布を仮定した Case-3における追加シミュレーションを行った。その概要は次のようになる。

• 真のモデル (Model-b)

$Z = 1 + X + e, e \sim N(0, \sigma^2)$ (3.12)

• 候補となるモデル

Model-a: $Z = A + e$,
Model-b: $Z = A + B \cdot X + e$
Model-c: $Z = A + B \cdot X + C \cdot Y + e$
(3.13)

注) 他の条件はオリジナルセット (SN2A, LN2A, SN2B, LN2B) と同じに設定
追加シミュレーションの具体的な4つのシナリオ

Table 3-7. Summary of the scenarios for these computer simulations

No.	Name	Sample size	Replications	Residual variance	Distribution
1	SU1A	1,000	1,000	1	Uniform
2	SN1A	1,000	1,000	2.89	Normal
3	SN2A	1,000	1,000	2.89	2-Normal
4	LU1A	1,000	1,000	2	Uniform
5	LN1A	1,000	1,000	7	Normal
6	LN2A	1,000	1,000	7	2-Normal
7	SU1B	500	1,000	1	Uniform
8	SN1B	500	1,000	2.89	Normal
9	SN2B	500	1,000	2.89	2-Normal
10	LU1B	500	1,000	2	Uniform
11	LN1B	500	1,000	7	Normal
12	LN2B	500	1,000	7	2-Normal

Remark) "2-Normal" shows the bivariate normal distribution.

Table 3-8. Summary of computer simulations (Frequency of selecting the correct model of a linear regression model in 1000 replications of the simulation)

No.	Name	Criterion	b	Model		Proportion of		
				c (True)	d	underfitting	correct	overfitting
1	SU1A	AIC	0	844	156	0	0.844	0.156
		BIC	0	992	8	0	0.992	0.008
		HQ(c=2.01)	0	956	44	0	0.956	0.044
		CAIC	0	998	2	0	0.998	0.002
		HQ(c=2.71)	0	977	23	0	0.977	0.023
2	SN1A	AIC	0	833	167	0	0.833	0.167
		BIC	0	991	9	0	0.991	0.009
		HQ(c=2.01)	0	955	45	0	0.955	0.045
		CAIC	0	995	5	0	0.995	0.005
		HQ(c=2.71)	0	982	18	0	0.982	0.018
3	SN2A	AIC	0	843	157	0	0.843	0.157
		BIC	0	992	8	0	0.992	0.008
		HQ(c=2.01)	0	948	52	0	0.948	0.052
		CAIC	0	997	3	0	0.997	0.003
		HQ(c=2.71)	0	976	24	0	0.976	0.024
4	LU1A	AIC	0	840	160	0	0.84	0.16
		BIC	27	966	7	0.027	0.966	0.007
		HQ(c=2.01)	3	946	51	0.003	0.946	0.051
		CAIC	43	955	2	0.043	0.955	0.002
		HQ(c=2.71)	12	958	30	0.012	0.958	0.03
5	LN1A	AIC	0	836	164	0	0.836	0.164
		BIC	9	985	6	0.009	0.985	0.006
		HQ(c=2.01)	1	954	45	0.001	0.954	0.045
		CAIC	12	985	3	0.012	0.985	0.003
		HQ(c=2.71)	5	980	15	0.005	0.98	0.015
6	LN2A	AIC	5	857	138	0.005	0.857	0.138
		BIC	117	875	8	0.117	0.875	0.008
		HQ(c=2.01)	29	927	44	0.029	0.927	0.044
		CAIC	152	842	6	0.152	0.842	0.006
		HQ(c=2.71)	56	923	21	0.056	0.923	0.021
7	SU1B	AIC	0	847	153	0	0.847	0.153
		BIC	0	988	12	0	0.988	0.012
		HQ(c=2.01)	0	939	61	0	0.939	0.061
		CAIC	0	992	8	0	0.992	0.008
		HQ(c=2.71)	0	974	26	0	0.974	0.026
8	SN1B	AIC	0	852	148	0	0.852	0.148
		BIC	0	985	15	0	0.985	0.015
		HQ(c=2.01)	0	954	46	0	0.954	0.046
		CAIC	0	990	10	0	0.99	0.01
		HQ(c=2.71)	0	975	25	0	0.975	0.025
9	SN2B	AIC	0	839	161	0	0.839	0.161
		BIC	1	986	13	0.001	0.986	0.013
		HQ(c=2.01)	0	948	52	0	0.948	0.052
		CAIC	1	992	7	0.001	0.992	0.007
		HQ(c=2.71)	0	972	28	0	0.972	0.028
10	LU1B	AIC	26	813	161	0.026	0.813	0.161
		BIC	195	798	7	0.195	0.798	0.007
		HQ(c=2.01)	70	883	47	0.07	0.883	0.047
		CAIC	244	750	6	0.244	0.75	0.006
		HQ(c=2.71)	130	848	22	0.13	0.848	0.022
11	LN1B	AIC	35	814	151	0.035	0.814	0.151
		BIC	257	731	12	0.257	0.731	0.012
		HQ(c=2.01)	101	846	53	0.101	0.846	0.053
		CAIC	304	690	6	0.304	0.69	0.006
		HQ(c=2.71)	166	806	28	0.166	0.806	0.028
12	LN2B	AIC	116	745	139	0.116	0.745	0.139
		BIC	485	508	7	0.485	0.508	0.007
		HQ(c=2.01)	263	702	35	0.263	0.702	0.035
		CAIC	557	438	5	0.557	0.438	0.005
		HQ(c=2.71)	381	607	12	0.381	0.607	0.012

Remark) Bold type shows the information criterion with highest selection performance in each experiment.

は Table 3-9 のようになり、モデル選択結果は Table 3-10 の通りである。これを見る限りでは、一致性を持つ情報量規準 (BIC, HQ and CAIC) の選択パフォーマンスは、全てのシナリオで AIC のそれよりも良くなっている。

次に、一致性を持つ 3 つの規準の間でのペナルティ項の重みについて検討する。実際にシミュレーション実験ではこれらの情報量規準の中でどれを使用すべきかは、仮定に大きく依存するため判断が難しい。そこで、4 つの情報量規準間でペナルティ項の大きさの対比較を grid search により行い、その条件を列挙してみた (式 (3.14))。

CAIC - BIC = p > 0 (for all n)

CAIC - AIC = p*|log (2/e)| > 0 (if n>3)

BIC - AIC = p*|log (2/e²)| > 0 (if n>8)

HQ - AIC = p*|log{c*log (n)/ e²}| > 0 (if n>67)

(3.14)

但し c は 2 より大きい任意定数とする
注) (3.14) の見方として、例えば AIC と BIC の比較では n>8 のときに BIC>AIC となり、BIC のペナルティ項は AIC のそれよりも大きくなる。すなわち、n>8 の場合は BIC の方がパラメーター数の少ない単純なモデルを選ぶ傾向にある。

一般に、AIC はパラメーター数の多い複雑なモデルを、BIC はパラメーター数の少ない単純なモデルを選ぶ傾向があるため、ここでは HQ での定数項 c の値をうまく設定して、AIC と BIC の中間に持ってくることを目標としたい。

そのためには、4 つの情報量規準の値が

AIC < HQ < BIC < CAIC

(3.15)

となるようにすれば良いため、(3.16) 式の grid search の結果から、2 < c < 2.71 と設定すれば良いことが分かる。これが漁業データの解析や計算機実験

Table 3-9. Summary of the options for additional simulations

No.	Name	Original	True Regression Model	Candidate Models
A1	SN2Aop	SN2A	Model-b	Model-a,b,c
A2	LN2Aop	LN2A	Model-b	Model-a,b,c
A3	SN2Bop	SN2B	Model-b	model-a,b,c
A4	LN2Bop	LN2B	Model-b	Model-a,b,c

Table 3-10. Summary of additional computer simulations (Frequency of selecting the correct model of a linear regression model in 1000 replications of the simulation)

No.	Name	Criterion	Model			Proportion of		
			a	b (True)	c	underfitting	correct	overfitting
A1	SN2Aop	AIC	0	849	151	0	0.849	0.151
		BIC	0	991	9	0	0.991	0.009
		HQ(c=2.01)	0	962	38	0	0.962	0.038
		CAIC	0	998	2	0	0.998	0.002
		HQ(c=2.71)	0	983	17	0	0.983	0.017
A2	LN2Aop	AIC	1	846	153	0.001	0.846	0.153
		BIC	22	971	7	0.022	0.971	0.007
		HQ(c=2.01)	6	944	50	0.006	0.944	0.05
		CAIC	30	965	5	0.03	0.965	0.005
		HQ(c=2.71)	12	967	21	0.012	0.967	0.021
A3	SN2Bop	AIC	0	830	170	0	0.83	0.17
		BIC	0	989	11	0	0.989	0.011
		HQ(c=2.01)	0	939	61	0	0.939	0.061
		CAIC	0	995	5	0	0.995	0.005
		HQ(c=2.71)	0	976	24	0	0.976	0.024
A4	LN2Bop	AIC	27	799	174	0.027	0.799	0.174
		BIC	203	783	14	0.203	0.783	0.014
		HQ(c=2.01)	90	851	59	0.09	0.851	0.059
		CAIC	269	723	81	0.269	0.723	0.081
		HQ(c=2.71)	141	827	32	0.141	0.827	0.032

Remark) Bold type shows the information criterion with highest selection performance in each experiment.

で $c=2.71$ と置いた1つの根拠である。HQの値をAICとCAICの間に持ってくるためには、同様の考察（式(3.17)）により c を3.59未満とする必要がある。

$$\text{BIC}-\text{HQ}=p(\log(n)-c*\log(\log(n)))>0(\text{for all } n)$$
$$\rightarrow c<2.71$$

(3.16)

$$\text{CAIC}-\text{HQ}=p(\log(n)+1-c*\log(\log(n)))>0(\text{for all } n)$$
$$\rightarrow c<3.59$$

(3.17)

最後に、すなわちHQの定数項 c の設定方法についての考え方を発展させて
(AICのペナルティ項)<(HQのペナルティ項)<(BICのペナルティ項)
となるようなHQのペナルティを仮定した上で

$$c=2+k[\log n/\{\log(\log(n))\}-2]$$
$$(k:\text{任意定数}, 0<k<1)$$

(3.19)

の形の定数を考え、 k の値を計算機実験によって設定することを試みる。
重回帰分析モデルによる計算機実験の結果（3-3-3節）、あくまで一例に過ぎないが $k=0.05\sim 0.1$ 程度が望ましいという結論が得られた。

3-3-3. 大標本における回帰分析型シミュレーション (HQにおける k の設定)

ここでは、大標本の場合に対応する計算機実験を3-3-2節に倣い回帰分析型モデルによって行い、一致性を持つ情報量規準であるBIC、HQの選択パフォーマンスを調べるとともに、(3.19)式の形を仮定した上でHQにおける適切な定数 c の値（すなわち(3.19)式における定数 k の値）を求めることを目標とする。
次式(3.20)のModel-Bを真と考え、 X, Y がそれぞれ一様分布 $U(0,1)$ に従う確率変数とし、 $a=b=c=d=1$ と仮定する。この例3.3とほぼ同様の回帰分析型シミュレーションモデルでは、標本数を10000に設定し、乱数を500回発生させる。そして、3つの情報量規準AIC、HQ（本文中の(3.19)式において $k=0.05, 0.1, 0.3, 0.5$ と変化させる）、BIC（HQで $k=1$ としたときと一致）を使用してモデル選択を行った。

その結果、あくまで一例ではあるが、HQにおいて $k=0.05\sim 0.1$ 程度に設定した場合の選択パフォーマンスが良いことが示された（Table 3-11）。

Model-A : $Z = a+bX+e$ (但し $e\sim N(0, \sigma^2)$, $\sigma=2.9$ と設定する)

Model-B : $Z = a+bX+cY+e$

Model-C : $Z = a+bX+cY+d(X*Y)+e$

(3.20)

3-4. ネストモデルにおける情報量規準 TIC

本節では、ネスト構造を持つモデルについて述べる。ネスト構造を持つモデルとは、候補となる2つのモデルA、Bの未知パラメーターベクトルを Θ_A, Θ_B としたとき、両者に $\Theta_A \subset \Theta_B$ という関係が成立しているモデルのことであり、例えば

$$\Theta_A = (\theta_1, \cdots \theta_q), \quad \Theta_B = (\theta_1, \cdots \theta_q \cdots \theta_p) \quad (q < p)$$

(3.21)

とした場合がこれに該当する。ネスト構造を持つモデルにおいてはモデル選択の問題は変数選択の問題へと読み替えられるが、候補となるモデルが真のモデルを含まない場合、すなわち上の例で言うモデルBが真でありモデルAが候補となる場合には、AICが偏りを持つことが知られている。

このような場合には、AICではその導出過程でexactに評価すべき項を期待値で置き換えているがゆえに偏りが生じるが、竹内（1976）による情報量規準TIC（Takeuchi's Information Criterion）を用いることにより修正可能であり、その式の形は(3.22)式のようなになる。

$$\text{TIC} = -2 * l(\hat{\Theta}) + 2\hat{i}$$

(3.22)

但し、 $\hat{i}$ は、 $\text{trace}\{J(\Theta)^{-1}I(\Theta)\}$ をその推定量で置き換えたものであり、

$$J(\Theta) = -E\left[\frac{\partial}{\partial\Theta\partial\Theta^t}l(\Theta)\right]$$

である。

TICの導出も厄介な場合が多いが、例えば分散分

Table 3-11. Simulation results changing the value of the constant term in HQ

Model	AIC	HQ1(k=0.05)	HQ2(k=0.1)	HQ3(k=0.3)	HQ4(k=0.5)	BIC(HQ:k=1)
A	8	40	45	69	93	164
B (true)	423	446	447	428	407	336
C	69	14	8	3	0	0

析モデルなどでは

$$\text{TIC} = -2 * l(\hat{\theta}) + 2p - 3 + \frac{n \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2}$$

($\hat{\mu}(4)$: 平均まわりの4次モーメント) (3.23)

と簡便な形で書き表せる。しかし、この分散分析モデルのケースでは、シミュレーション実験における真のモデルを選ぶセレクションパフォーマンスがAICと比較してもさほど良くはなっていない(3-4-1節)。その理由としては、分散分析モデル等におけるTICとAICの差の理論値(期待値)が0となることが挙げられる(庄野, 2001)。なお、分散分析モデルにおけるTICの導出、および理論値のAICとTICの比較について、付録Aに示す。

3-4-1. ネストモデルに対する計算機実験 (TICの選択パフォーマンス評価)

ここでは、候補となるモデルが真のモデルを含まない場合に対応する計算機実験を分散分析型モデルによって行い、従来理論的に良いと考えられてきた情報量規準TIC選択パフォーマンスとAICのそれとの比較を行う。3-2-2節と全く同じ2元配置分散分析型モデルを仮定し(Table 3-12)、式(3.24)のModel-Ⅲを用いてデータを発生させ、4つの情報量規準(AIC, BIC, c-AIC, TIC)によってモデル選択を行ったときにどのモデルが選択されるかについての計算機実験を1,000回行った(庄野, 2001)。今回の実験においては繰り返し数を8と設定したため標本数は96 (=12*8)

Table 3-12. Dataset used for the simulation of ANOVA type in the nested model

Year	Area1	Area2	Area3
1	1	0.8	1.2
2	0.9	0.72	1.08
3	1.1	0.88	1.32
4	0.8	0.64	0.96

である。また、 σ^2 (正規誤差の分散)=0.5と設定した。結果はTable 3-13の通りだが、TICの選択パフォーマンスはAICやc-AICのそれと大差ないと言える。一ネストモデルの計算機実験に用いた真のモデルおよび候補モデル—

Model-I: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Error}$
(但し $\text{Error} \sim N(0, \sigma^2)$)

Model-II: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Error}$ (3.24)

Model-III: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} + \text{Error}$ (True model)

Model-IV: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} + (\text{Year} * \text{Area}) + \text{error}$

3-5. ネストモデルにおける情報量規準と stepwise 検定の比較

ネスト構造を持つモデルにおいては、情報量規準以外に stepwise 検定も適用可能である。例えば、前述のパラメーターベクトル

$$\Theta_A = (\theta_1, \dots, \theta_q), \Theta_B = (\theta_1, \dots, \theta_q, \dots, \theta_p) \quad (q < p)$$

(3.25)

を持つモデルAとBを想定したとき、パラメーター数の差 $p - q$ が小さい場合(精確に言うと有意水準5%のときは7以下、1%のときは15以下)には検定の方が、それより大きい場合にはAICの方が複雑なモデルBを選ぶ傾向にある(庄野, 2000)。

また、候補となるモデルが多数存在する場合には、有意水準の設定以外に検定のパス(順序)も問題となる。例えば、CPUE標準化などに用いられる分散分析モデルにおいて、次の5つの候補となるモデル

Model-1: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Error}$

Model-2: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Error}$

Model-3: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Area} + \text{Error}$

Model-4: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} + \text{Error}$

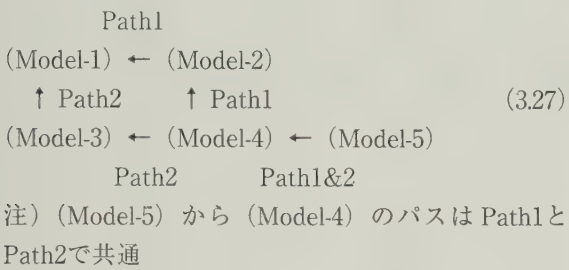
Model-5: $\text{Log}(\text{CPUE}) = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} + (\text{Year} * \text{Area}) + \text{Error}$ (3.26)

Table 3-13. Results of model selection using the data from Table 3-12 (simulation of ANOVA type in the nested model)

Model	AIC	BIC	c-AIC	TIC
I	79	643	125	78
II	51	50	62	51
III(true)	776	307	778	781
IV	94	0	35	90

但し $\text{Error} \sim N(0, \sigma^2)$ とする。

を想定して Backward に変数を減らしていく stepwise 検定を考えると、(3. 27) 式の 2 つのパスが存在する。そこで、このネストモデルを用いて計算機シミュレーションを行い、情報量規準と stepwise 検定の選択パフォーマンスを比較した。以下、3-5-1 節でシミュレーション実験の手順について述べる。



3-5-1. ネストモデルにおける情報量規準と stepwise 検定との比較実験

ここでは、ネスト構造を持ち検定のパスが複数存在する状況を考え、分散分析型モデルを仮定したシミュレーションにより情報量規準と stepwise 検定との比較を行った。繰り返し数 2 (i. e. 標本数24) の 2 元配置分散分析型モデルを仮定して、上のパス図 (3.27) の 5 つのモデルのうち Model-3 を真と考え (Table 3-14), 乱数を 1,000 個発生させる。そして 2 つの情報量規準 (AIC, BIC) と、式 (3.27) の 2 つの異なるパスを持つ stepwise 検定において有意水準を 1 % から 10 % まで 5 段階に変化させたときにどのモデルが選ばれるのか、という選択パフォーマンスを調べた。この実験において、stepwise 検定では Backward に変数を減らしていく方法を採用したが、2 つのパスによる検定結果が一致しない場合には次の 2 通りの判断を考える。判断 1 ではその場合に即矛盾としてしまうのに対して、判断 2 では新たに検定を行って矛盾かどうかを決定する、とする点が異なっている。なお、この一連の実験においては、 $\sigma = 0.45$ と仮定した。

具体的な手順として、最初に Model-4 が真という帰無仮説に対して Model-5 が真という対立仮説を考え、帰無仮説が棄却されたら Model-5 を選択し、棄却されなければ次のステップに進む(ここまでは両者共通)。次に Path1 では最初に Model-2 が真という帰無仮説に対して Model-4 が真という対立仮説を考え、帰無仮説が棄却されたら Model-4 を選択し、棄却されなければ次のステップに進む。その場合には Model-1 が真という帰無仮説に対して Model-2 が真という対立仮説を考え、帰無仮説が棄却されたら Model-2 を選択し、採択

Table 3-14. Dataset used for the simulation of ANOVA type in the nested model

Year	Area1	Area2	Area3
1	1	0.8	1.2
2	1	0.8	1.2
3	1	0.8	1.2
4	1	0.8	1.2

されたら Model-1 を選択することになる (Path2 についても同様である)。

実際、Path1 と Path2 で異なる検定結果が生じる場合もあり (庄野, 2000), 解釈が難しいケースも存在する。我々は、そのような場合に Table 3-14 のような 2 つの判断に従って選択パフォーマンスを調べる計算機実験を行った。例えば、Path1 による stepwise 検定では一番単純な Model-1 が選択されて、Path2 によるそれでは Model-4 が選ばれた場合、No.6 では即矛盾と判断してしまうのに対し、No.8 では実際に検定を行っていない Path2 における Model-1 vs. Model-3 の検定を行い、Model-1 が選ばれた場合には最終的な結果が一致したと考えてこのモデルを選択し、Model-3 が選択された場合には、ここではじめて矛盾と判断する。

結果は Table 3-15 のようになる。全体として、情報量規準 BIC の選択パフォーマンスが stepwise 検定のそれに比べて多少良くなった。また、有意水準の値を極めて小さくすると変数の少ないモデルが選ばれる傾向があることも示されたため、このような stepwise 検定を用いる際には、十分に注意が必要である。

一 Stepwise 検定における 2 つの判断一

No.	Path1による検定結果	Path2による検定結果	判断
1	Model-2	Model-3	矛盾
2	Model-2	Model-4	Model-2
3	Model-4	Model-3	Model-3
4	Model-1	Model-3	矛盾
5	Model-2	Model-1	矛盾

注) 1-5 のケースでは (判断 1 と判断 2 を区別せず) 共通の判断を行なう。

判断 1

No.	Path1による検定結果	Path2による検定結果	判断
6	Model-1	Model-4	矛盾
7	Model-4	Model-1	矛盾

判断 2

(6, 7 のケースで即ち矛盾とせず、検定を行った上で矛盾かどうかを判断)

Table 3-15. Results of model selection using the data from Table 3-14 (simulation of ANOVA type in the nested model)

Decision-1							
Model	AIC	BIC	F(0.01)	F(0.03)	F(0.05)	F(0.07)	F(0.10)
1	4	18	148	59	36	17	13
2	0	1	0	1	1	1	1
3 (true)	637	887	795	870	871	861	826
4	132	55	8	24	42	56	78
5	227	39	10	22	40	56	81
discrepancy			39	24	10	9	1
Decision-2							
Model	AIC	BIC	F(0.01)	F(0.03)	F(0.05)	F(0.07)	F(0.10)
1	4	18	161	67	37	18	13
2	0	1	0	1	1	1	1
3 (true)	637	887	795	870	871	861	826
4	132	55	8	24	42	56	78
5	227	39	10	22	40	56	81
discrepancy			26	16	9	8	1

No.	該当するケース	行動	結果	判断
8	No.6	Model-1 vs. Model-3	Model-1 Model-3	Model-1 矛盾
9	No.7	Model-1 vs. Model-2	Model-1 Model-2	Model-1 矛盾

3-6. 正規混合分布におけるモデル選択

本節では、水産資源分野における体長組成データの年齢分解などに使用される正規混合分布モデルのコンポーネント数（山の数）の推定方法について議論する。具体的には（3.28）式のように定式化出来、Fig. 3-2のような正規分布が複数混合された分布において、コンポーネント数 m と $(3m-1)$ 個のパラメーター $\alpha_i, \mu_i, \sigma_i^2$ が推定目標となる。

$$Model(X) = \sum_{i=1}^m \alpha_i f(x | \mu_i, \sigma_i^2) \quad (3.28)$$

但し $X = (X_1, \dots, X_n)$: 標本ベクトル, n : 標本数,
 $f(x | \mu_i, \sigma_i^2)$: 正規分布 $N(\mu, \sigma^2)$ に従う確率密度関数, α_i : コンポーネント i の混合比率 ($\sum_{i=1}^m \alpha_i = 1$) と仮定する。

このケースでは最尤推定量の漸近的性質（一致性・漸近正規性）が成り立たないためにカイ二乗検定を用いることが出来ない。なぜなら、

$$\begin{aligned} X_1, \dots, X_n(i.i.d.) &\sim P(x | \alpha, \mu_1, \mu_2, \sigma_1^2, \sigma_2^2) \\ &= \alpha f(x | \mu_1, \sigma_1^2) + (1-\alpha) f(x | \mu_2, \sigma_2^2) \end{aligned} \quad (3.29)$$

のような簡略化されたモデルにおいて帰無仮説を $\alpha = 1$, 対立仮説を $0 \leq \alpha < 1$ とおくと、帰無仮説の下で真値 $\alpha = 1$ はパラメーター空間の内点にならないことや（Charnoff, 1954）、帰無仮説の下で Fisher 情報行列が正則にならないがゆえに、最尤推定量の漸近的性質が満たされないのである。その他、パラメーターの認定可能性の問題も生じている。

そこで、式（3.28）のモデルに Leroux (1992) が提案した罰金付き尤度法を用いてコンポーネント数やパラメーターの推定を行う。具体的には、

$$L = -2l(\hat{\Theta} | X) + 2a(m, n) \quad (3.30)$$

$$\begin{aligned} &\text{と} \text{お} \text{い} \text{て}、 \text{コン} \text{ポー} \text{ネ} \text{ント} \text{数} \text{ } m \text{ の} \text{推} \text{定} \text{量} \hat{m} \text{ を} \\ \hat{m} &= \min_m \{ \min_{\Theta} L \} \end{aligned} \quad (3.31)$$

の最小化問題の解として求める。

但し $l(\Theta | X)$ は対数尤度関数、 $a(m, n)$ は

$$\begin{aligned} a(m, n) &> 0, a(m+1, n) > a(m, n), a(m, n)/n \rightarrow 0 \\ &(\text{as } n \rightarrow \infty) \end{aligned} \quad (3.32)$$

を満たす実数列を表わし、その定め方によって多くの罰金形を表現出来る。例えば $a(m, n) = 3m - 1$ とおくと AIC に、 $a(m, n) = (3m - 1) \log n / 2$ とおくと BIC になる。この罰金付き尤度法は漸近的な場合にコンポーネント数を過小推定しないことが証明されているが、過大推定の可能性については残されたままであ

るため、欠点の存在には注意が必要である。

なお、この漸近的な場合におけるコンポーネント数の過大推定の可能性に関する欠点に対処するため、フルモデル（制約無しのモデル）と構造モデル（制約付きのモデル：体長年齢分解においては von Bertalanffy の成長曲線などを仮定）の利点を併せ持つ、新しい推定方法（Eguchi and Yosioka, 2001）の水産資源分野への適用可能性について、統計数理研究所の研究者と共同研究を行っている。

本報告では、AIC、BIC と混合比率の事前分布として Dilichlet 分布

$$\pi(\alpha)=c\prod_{i=1}^m\alpha_i^{-1/2}(\text{但し } c=\Gamma(m/2)/\pi^{m/2}, \alpha_m=1-\sum_{i=1}^{m-1}\alpha_i$$

とおく)

(3.33)

を仮定した3つの規準を用いて真のコンポーネント数を4としたモデルから乱数を100回発生させて計算機実験を行った結果、Dilichlet 事前分布による Bayes 型規準の真のモデルを選ぶ選択パフォーマンスが AIC や BIC に比べてわずかに良くなった (Table 3-16)。しかしこの Bayes 規準については (3.32) 式を満たすという数学的な証明が出来ていないため、理論的正当性は得られていない。

また、AIC などの代表的な情報量規準の場合と同

様に、コンポーネント数の過大推定の可能性が残っていることにも注意が必要である。なお、今回の計算機シミュレーションでは、Dilichlet 分布

$$\pi(\alpha|\beta)=\frac{\Gamma(\sum_{i=1}^m\beta_i)}{\prod_{i=1}^m\Gamma(\beta_i)}\prod_{i=1}^m\alpha_i^{\beta_i-1}$$

(3.34)

において $\beta_1=\cdots=\beta_m=1/2$ と仮定した無情報事前分布を使用した³⁾が、この超パラメーターを経験 Bayes 法などによって推定することも可能である。これらの指標は時系列データ（例えば毎月や4半期毎の体長組成データでそれぞれコンポーネント数が異なる場合）にも適用可能であり、実用性は高いと考えられる。

なお、3-6-1節で正規混合分布モデルにおける計算機シミュレーションの概略について述べる。モデル式などは次節に示すが、確率密度関数は Fig. 3-2のものをを用いる。

3-6-1. 正規混合分布における計算機実験（情報量規準のパフォーマンス評価）

ここでは、正規混合分布モデルにおける計算機シミュレーション実験を考え、コンポーネント数（山の数）とパラメーター（各々の正規分布の平均と分散）の値の推定を情報量規準によって行った。コンポーネント数が4であり、一見したところ各々の正規分布の識別が難しいような分布（Fig.3-2の確率密度関数）

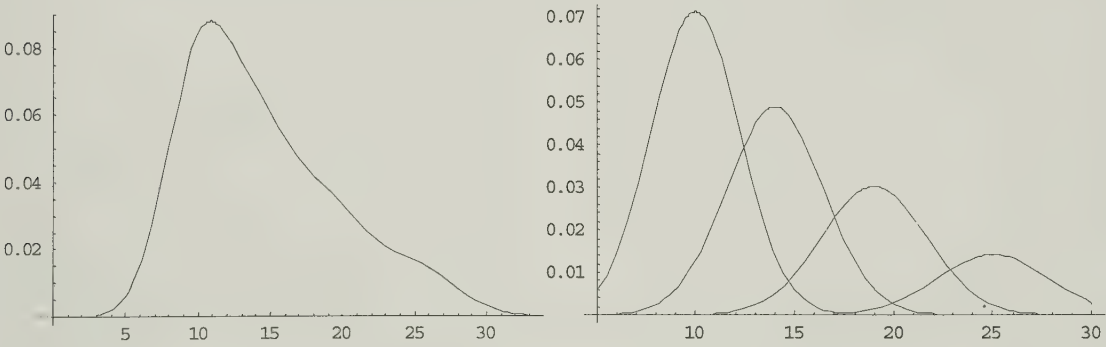


Fig. 3-2. Probability density function for the simulation studies using Normal mixture distribution.

Table 3-16. Summary of the model selection by Normal mixture distribution

Case-1(sample size-3000)					Case-2(sample-size-7000)				
m	MLL	AIC	BIC	Dilichlet	m	MLL	AIC	BIC	Dilichlet
2					2				
3				11	3				2
4 (true)	66	90	89	94	4 (true)	93	98	98	100
5	1	9		1	5		1		
6	33	1			6	7	1		

$$X_1, \dots, X_n \sim g(x) = 0.4 f(x | 10, 5) + 0.3 f(x | 14, 6) \\ + 0.2 f(x | 19, 7) + 0.1 f(x | 25, 8) \quad (3.35)$$

但し、 $f(x | \mu, \sigma^2)$ は平均 μ 、分散 σ^2 を持つ正規分布の $p.d.f$ (確率密度関数) を表わすこととする。

から乱数を100回発生させて、4つの規準 (MLL (最大対数尤度), AIC, BIC と Dilichlet 事前分布を用いた Bayes 型規準) により、この正規混合分布のコンポーネント数 m が4であると正しくと推定される回数を計算した

結果は Table 3-16の通りだが、ケース1 (標本数3,000) とケース2 (標本数7,000) のいずれにおいても、Dilichlet 事前分布による Bayes 型規準と AIC, BIC は真のモデルを選ぶ選択パフォーマンスがかなり良く、大きな違いはみられなかった。このことから、理論的な正当性はともかくとして、実際上はこれらの情報量規準 (AIC 及および BIC) は正規混合分布モデルにおけるコンポーネント数の推定に使用可能であると考えられる。ただし、この計算機実験から判断する限り、Dilichlet 事前分布による Bayes 型情報量規準の利用を推奨する次第である。

3-7. まとめ

第3章では、主に CPUE 標準化を想定した分散分析モデル、共分散分析モデルを用いて、小標本の場合、大標本の場合、ネスト構造を持つモデルの場合、正規混合分布モデルの場合など、様々なケースを取り上げた。水産資源分野で広く知られている情報量規準である AIC の他に、BIC, CAIC, c-AIC, HQ, TIC などを使用し、実際例を用いて利用する情報量規準によってモデル選択結果が異なること、及び複数の候補モデルの中から定めた真のモデルから乱数を発生させて正しいモデルを選ぶという選択パフォーマンスをシミュレーション実験により計算し、情報量規準の良さを詳しく評価、検討した。なお、ネスト構造を持つモデルでは、F 検定やカイ二乗検定に代表される stepwise 検定も使用可能であり、計算機シミュレーションを通じた情報量規準と stepwise 検定の比較も合わせて実施した。以下、本章で得られた各節毎の結果を要約して述べる。

最初に3-1節では、CPUE に影響を与えている要因効果を統計的に取捨選択するという観点から、CPUE 解析におけるモデル選択 (変数の取捨選択) の重要性について述べた。

3-2節では、小標本の場合や未知パラメーター数の標本数に占める割合が高い場合に、c-AIC (finite correction of AIC) によるモデル選択結果が AIC な

どによるそれと異なることをサクラマス成長データを用いて例示した。さらに、分散分析型のシミュレーションにより、c-AIC の選択パフォーマンスが AIC のそれに比べてかなり高いことを証明した

3-3節では、大標本の場合にも AIC が偏りを持つ可能性があることを理論的に説明し、使用する規準によりモデル選択結果に差が生じることをインド洋におけるキハダマグロ CPUE 解析の実際例により例示した。さらに、漸近的に望ましい性質である一致性を持つ情報量規準 (Bayesian Information Criterion (BIC), Hannan and Quinn (HQ) and Consistent AIC (CAIC)) が AIC に比べて全体として優れていることを、回帰分析型の計算機実験を通じて示した。

合わせて、HQ における定数項 c の定め方について議論し、 $c=2.01$ ないしは 2.71 とおくこと、あるいは $c = 2 + k \{ \log n / \log (\log n) \} - 2$ (k : 任意定数, $0 < k < 1$) とおき k を $0.05 \sim 0.1$ 程度に設定することの妥当性について、情報量規準のペナルティ項の比較や回帰分析型シミュレーション、grid search を用いて検証した。

3-4節では、大部分の CPUE 標準化も含まれるネスト構造を持つモデルにおいて、従来性能が良いと言われてきた TIC (Takeuchi's information criterion) が、正規誤差を持ちかつ連結関数が恒等写像であるような一般化線形モデルでは AIC と漸近的に同等になることを理論的に証明し、合わせて TIC と AIC の選択パフォーマンスにほとんど差がないことを、計算機実験により示した。

3-5節では、同じくネストモデルについて、使用可能な stepwise 検定と情報量規準について、適用上の長所と短所を整理し、特に stepwise 検定における検定のパスに関して、モデル選択の観点から詳しく議論した。情報量規準では総当り法でその値を調べる必要があり、候補モデルが多い場合には複雑なことから stepwise 検定を使用する選択も一案であるが、stepwise 検定ではその順序により矛盾した結果が得られることもあり、そのような場合の判断も含めて比較検討した。

具体的には、計算機シミュレーション実験を通じて情報量規準と stepwise 検定のパフォーマンスの比較を行い、一般に前者が多少優れていること、及び後者で有意水準を小さく設定した場合にパラメーター数が少ない単純なモデルが選ばれがちであることを示した。

3-6節では、体長組成データの年齢分解 (年齢査定) に使用可能な正規混合分布モデルにおけるコンポーネント数の推定問題を取り上げ、カイ二乗値に基づく検

定が理論的に使用出来ないことを示し、計算機実験を通して、AIC や BIC に代表される情報量規準が実際上は利用可能なこと、および Bayes 型のディリクレ事前分布を用いた情報量規準が優れていることを合わせて実証した。

第 4 章 ニューラルネットワークによる CPUE 予測と要因分析ミナミマグロ資源への適用

4-1. はじめに

本章では、CPUE 標準化に関する水産資源に特有の問題である資源量指数に焦点を合わせており、操業がない時空間のミナミマグロ CPUE をニューラルネットワークにより予測し、要因分析（CPUE 年トレンドの抽出）を試み過去の知見と比較した。そして、ミナミマグロの資源研究において長年議論となっていた操業がない時空間の CPUE に関する一定の知見を得た。このミナミマグロの資源量指数の問題については、次の4-2節で詳しく述べる。

さらに、ニューラルネットワーク及び欠測値の問題を EM アルゴリズムにより補間した方法における予測値の精度検証を行った。解析には実際の漁業データ

（日本のはえ縄船による5×5/月別に集計されたミナミマグロの漁獲量および努力量データ）を利用しているため、モデルの評価（予測値の精度検証）は n-fold cross-validation と呼ばれるデータをランダムに n-分割して、故意に隠したサブセットの予測値を順番に推定する手法を使用した。

4-2. ミナミマグロに関する資源量指数の問題（漁獲がない時空間の取り扱い）

CPUE 標準化の主目的は年効果の推定であり、抽出された年トレンドは相対的な資源の増減傾向を表している。しかし、多くの CPUE 解析において便宜的に区分されたエリア分けを使用していることが多く、個々のサブエリアの大きさが異なり、かつ年と海区の交互作用が認められる場合には、相対的なエリアサイズによる補正を必要とする。すなわち、推定された CPUE の年効果に相対的なエリアサイズを掛け合わせたものを資源量指数（abundance index, AI）と呼んでおり、通常は CPUE 推定値に基づいた資源量指数が相対資源量に対応すると考えられている（能勢ほか、1988）。

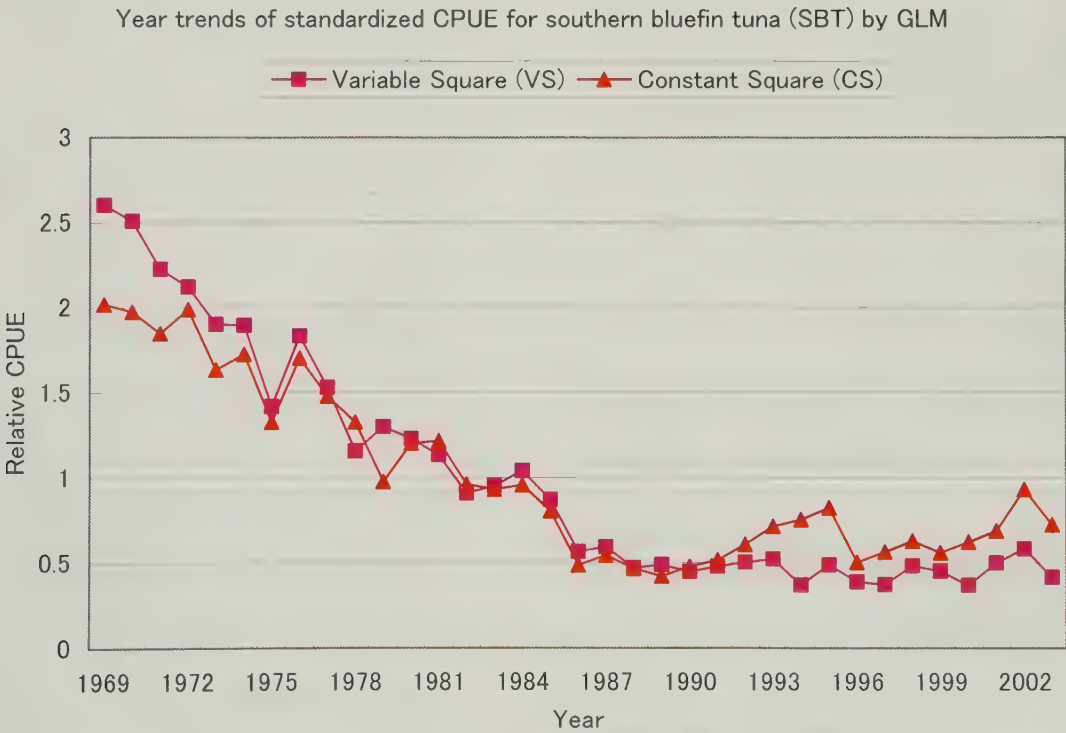


Fig. 4-1. Year trends of standardized CPUE based on the assumption of constant square (CS) and variable square (VS) obtained from the ANCOVA model.

$$AI_{ij} = w_j CPUE_{ij} \quad (4.1)$$

$$\left(\text{但し} \sum_j w_j = 1 \quad (i: \text{YEAR}, j: \text{AREA}, w_j: \text{AREA}(j) \right.$$

の相対面積指数)とする

この相対面積指数は、式 (4.1) のように年に依存しないと仮定することが一般的である。しかし、まぐろ・かつおなどの魚は広範囲の時空間的な移動を行い、それに合わせて漁場が変化する場合も多い。そのため、年が経つにつれて魚の分布が縮小し、なおかつ漁場が縮小しているような場合に、(4.1) 式を用いて資源量指数を計算すると、資源の過大評価につながる恐れがある。

この問題に対して、ミナミマグロ漁業を取り扱っている国際委員会 CCSBT では、(4.1) 式の方法の他に1990年代初めから (4.2) 式のような相対面積指数が年に依存するという考え方を取り入れている (CCSBT, 1998)。すなわち漁業の変化に対してエリアサイズも変化させるという方法である。この考え方は (4.1) 式の CS 仮説 (constant square 仮説) に対して VS 仮説 (variable square 仮説) と呼ばれている。

$$AI_{ij} = w_{ij} CPUE_{ij} \quad (4.2)$$

$$\left(\text{但し} \sum_j w_{ij} = 1 \quad (w_{ij}: \text{YEAR}(i) \text{かつ AREA}(j) \text{の相対} \right.$$

面積指数)とする

ミナミマグロ資源に対して (4.2) 式のような VS 仮説の考え方が用いられる理由としては、定義されている時空間の中で過半数を占める操業のないセルの取り扱いが、資源量指数の年トレンドに大きな影響を与えているためと思われる。

日本の遠洋延縄漁船によるミナミマグロの CPUE (年齢別漁獲尾数・努力量) データは月毎に、そして海域毎 (緯度・経度: 5×5度のセルで総計) に集計された1960年から2003年まで40年余りのデータを使用しているが、計算に用いた過去に一度以上漁獲努力があるセル (5×5/月、全29,820レコード) のうち4分の3余りが操業のないセルとなっており、この過去に操業があり現在操業がない部分 (以後セルと呼称する) の取り扱いが重要な問題となっている。

実際問題として、一般化線形モデルを利用した解析では、各々の説明要因のパラメーター推定値による Type III の平方和に基づく LSMEANS (least squared means) と呼ばれる値を用いて要因分析 (CPUE 年トレンド抽出等) を行うことが多い。ミナミマグロの CPUE 解析においても (4.3) 式および (4.4) 式で表

現される、それぞれ年効果および年とエリアの交互作用効果に関する LSMEANS を利用して、CPUE の年トレンドを抽出している。

$$CPUE_i = \exp \{ (\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + (\overline{\text{Area}}) + (\overline{\text{Season}}) + (\text{Year} * \text{Area})_i + (\text{Year} * \text{Season})_i + (\text{Area} * \text{Season})_{i, \dots} \} - (\text{constant_term}) \quad (4.3)$$

$$\text{但し, } \overline{\text{Area}} = \frac{1}{N_j} \sum_{j=1}^{N_j} (\text{Area})_j, \quad (\overline{\text{Year} * \text{Area}})_i = \frac{1}{N_j} \sum_{j=1}^{N_j} (\text{Year} * \text{Area})_{ij}$$

などと定義する。

$$CPUE_{ij} = \exp \{ (\text{Intercept}) + (\text{Year})_i + (\text{Area})_j + (\overline{\text{Season}}) + (\text{Year} * \text{Area})_{ij} + (\text{Year} * \text{Season})_{ij} + (\text{Area} * \text{Season})_{j, \dots} \} - \text{constant_term} \quad (4.4)$$

$$(\overline{\text{Season}}) = \frac{1}{N_k} \sum_{k=1}^{N_k} (\text{Season})_k, \quad (\overline{\text{Year} * \text{Season}})_i = \frac{1}{N_k} \sum_{k=1}^{N_k} (\text{Year} * \text{Season})_{ik}$$

等と定義する)

ただし、ミナミマグロ資源においては、標準化された CPUE から相対的なエリアサイズを考慮した資源量指数に変換する過程で、操業のない欠測セルを区分されたサブエリアで一定と仮定した場合 (CS 仮説) とゼロと置いた場合 (VS 仮説) で近年の CPUE 年トレンドが異なっており (Fig. 4-1)、これらをチューニング指数として使用した VPA (virtual population analysis) などの評価モデルにより推定された資源量の絶対値も極端に異なる結果になってしまった。

そこで、本論文ではニューラルネットワークにより (ミナミマグロ漁業データの過半数を占める) 操業がないセルの CPUE 予測を行い、予測された値を用いた簡便な要因分析手法 (CPUE 年トレンドの抽出方法) を提案する。

4-3. 解析手法

本研究では、計算での入力変数と出力変数を次のように設定し、教師付きニューラルネットワークの典型的なアルゴリズムである誤差逆伝搬法を使用した。

出力変数 (応答変数) — 日本のはえ縄船による 4 歳以上のミナミマグロ CPUE (=Catch/Effort) Catch: 漁獲尾数, Effort: 1000 hooks.

入力変数 (説明変数) — Year: 年 (1969-2003)
Month: 月 (4-9)
Latitude: 緯度 (30S-50S, 5 度刻み)

Table 4-1. Dataset of southern bluefin tuna used for 5-fold cross-validation

Sub-set	No.of data	CPUE	Scenarios						
			Base case	I	II	III	IV	V	
1	1,539	○	Rule	C.V.	Rule	Rule	Rule	Rule	
2	1,540	○	Rule	Rule	C.V.	Rule	Rule	Rule	
3	1,540	○	Rule	Rule	Rule	C.V.	Rule	Rule	
4	1,539	○	Rule	Rule	Rule	Rule	C.V.	Rule	
5	1,539	○	Rule	Rule	Rule	Rule	Rule	C.V.	
Others	22,123	×	Pred	Pred	Pred	Pred	Pred	Pred	

Remark) Rule, C.V. and Pred show the sub-dataset for rulemaking, cross-validation and prediction, respectively. (○-supervised data, ×-unsupervised data)

Table 4-2. Pearson's correlation coefficient of observed and predicted CPUE in each sub-dataset by neural networks

Sub-set	1	2	3	4	5
Correlation coefficient	0.5905	0.6019	0.5626	0.5857	0.6259

Table 4-3. Pearson's correlation coefficient of observed and predicted CPUE in each sub-dataset by MCMC method (EM algorithm)

Sub-set	1	2	3	4	5
Correlation coefficient	0.2867	0.3132	0.3205	0.3503	0.3246

Longitude：経 度 (20W-0-90E-180-175W, 5 度刻み)

注) 入力変数はすべて順序のないカテゴリカル変数とする

ニューラルネットワークによる予測と要因分析は以下の手順にて行ったが、用いたセル数 (添字の組合せ) は教師付きと教師無し合計で29,820件となる。

Step-1 (CPUE 予測)

漁業 (操業) があるセル (5×5/ 月) のデータ (教師付き：全7,697件) を用いて、ニューラルネットワークによるルール作成を行い、対応するセル (5×5/ 月：教師付き：全7,697件) のCPUE予測値を算出し、これをベースケースとする。次に作成されたルールを使用して操業 (漁獲) がないセル (5×5/ 月：教師無し：全22,123件) のCPUEの予測値を推定する。

Step-2 (要因分析)

Step-1で計算された全てのセル (5×5/ 月：全29,820件) の予測値を用いてCPUEの年トレンドを求める。具体的には、最初に月 (month) による平均 (も

しくは総和) を計算し、次に緯度および経度 (latitude・longitude) による平均 (もしくは総和) を計算する。これらのプロセスを式で表すと以下ようになる。

$$CPUE_{year}^{pre} = \frac{1}{N_L} \left[\sum_{Longitude} \left\{ \frac{1}{N_l} \sum_{latitude} \left(\frac{1}{N_m} \sum_{month} CPUE_{year, month, latitude, Longitude}^{pre} \right) \right\} \right] \tag{4.5}$$

但し、(4.5) 式は月による平均を取り緯度・経度による平均を取った場合を表しており、 N_m , N_l , N_L はそれぞれ月、緯度、および経度の要因の水準数を表す。

CPUE 予測に関する教師付きニューラルネットワークでは、中間層を1つに固定した上で誤差逆伝播アルゴリズムを使用し (中間素子数は逐次的に決定)、具体的な計算条件は以下の通りであるが、解析にはデータマイニングツール KINO suite-PR (Version 3.20, 東芝) を使用した (Tsukimoto, 2000)。

- 教師付きデータを学習用 (85%) と検証用 (15%) にランダム分割する
- 誤差逆伝搬アルゴリズムを利用し、関数形として



Fig. 4-2. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the neural networks for southern bluefin tuna in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.

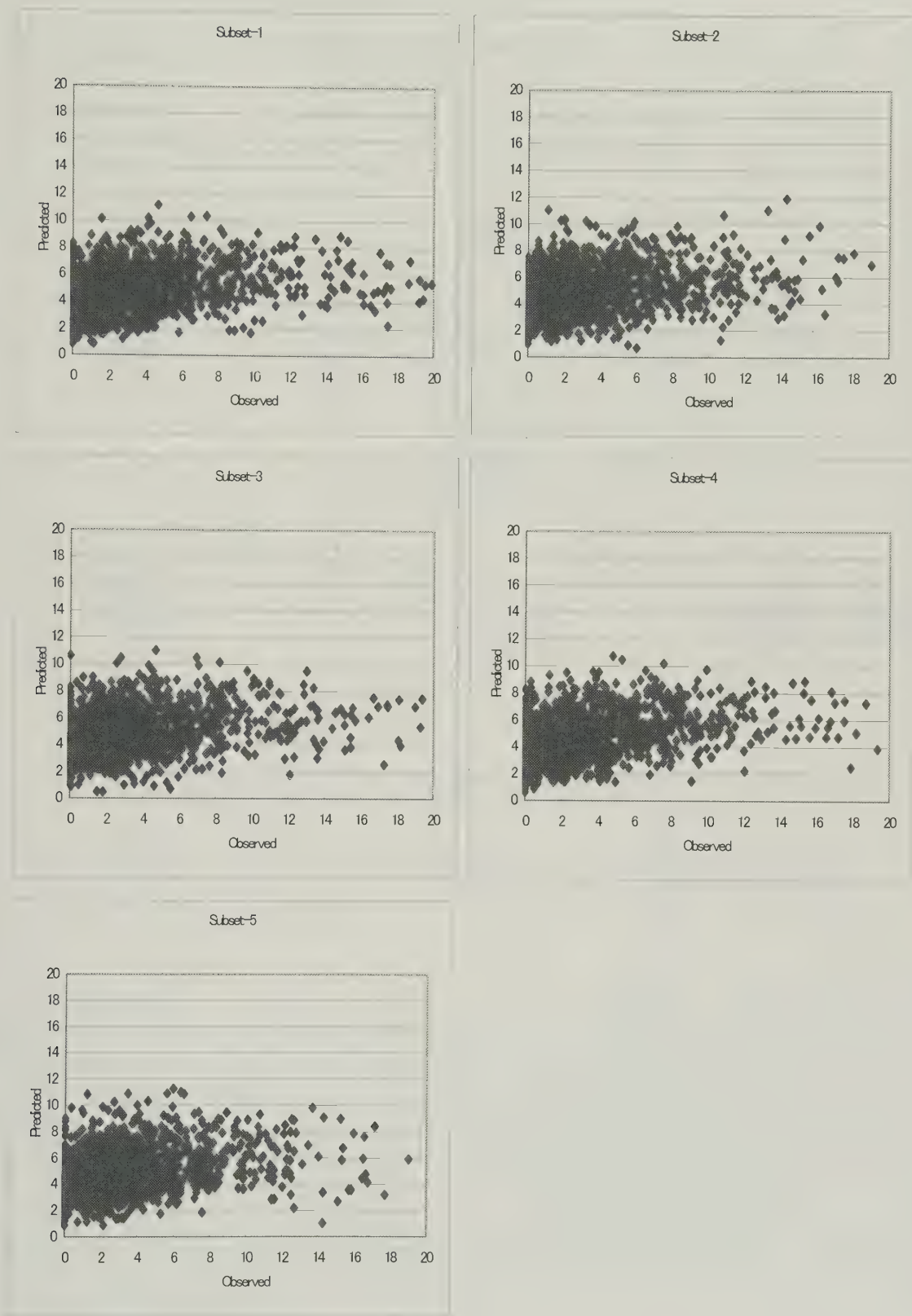


Fig. 4-3. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the MCMC method based on the EM algorithm for southern bluefin tuna in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.

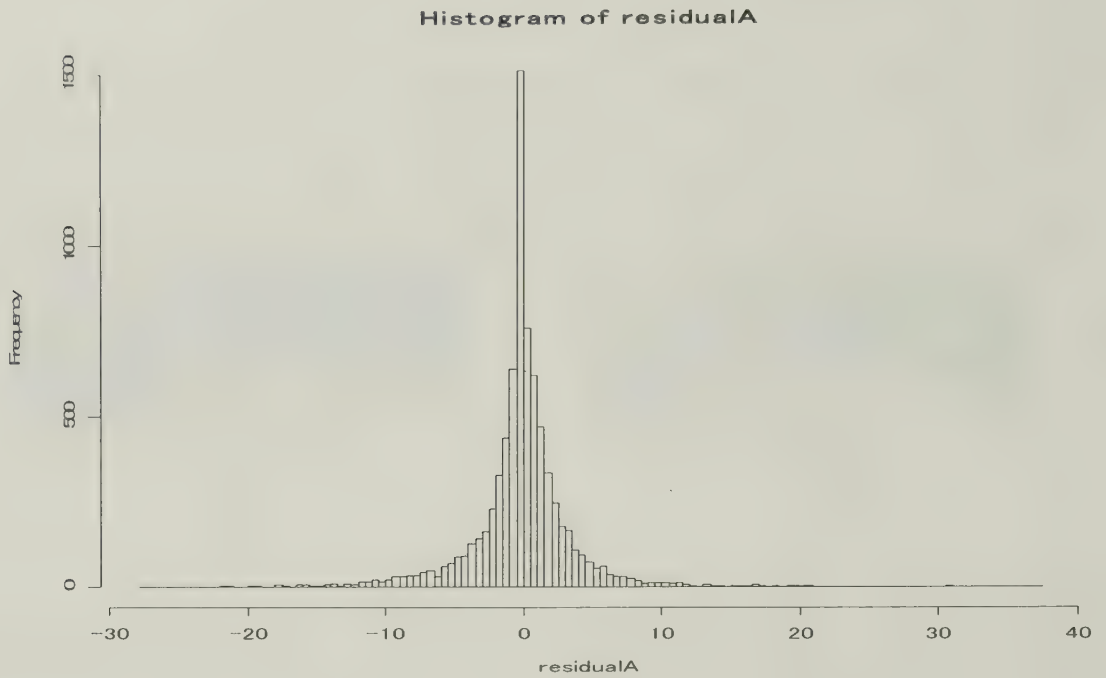


Fig. 4-4. Residual plots based on the observed CPUE and the corresponding predicted one for southern bluefin tuna obtained from the neural networks.

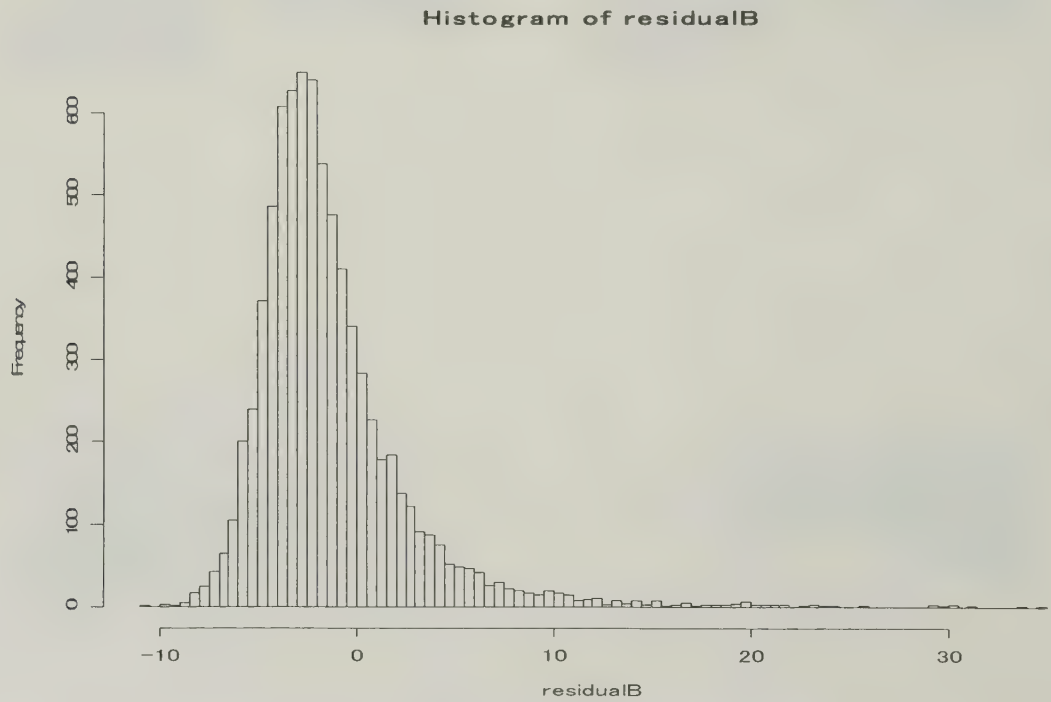


Fig. 4-5. Residual plots based on the observed CPUE and the corresponding predicted one for southern bluefin tuna obtained from the MCMC method based on the EM algorithm.

Table 4-4. Median, mean, minimum and maximum values of the absolute error in each sub-dataset by neural networks

Sub-set	1	2	3	4	5
Median	1.30983	1.08844	1.23445	1.09875	1.13160
Mean	2.41829	2.06122	2.42284	2.17452	2.03043
Minimum	0.00017	0.00005	0.00011	0.00046	0.00044
Maximum	22.7685	37.4014	29.1902	34.0170	30.5308

Table 4-5. Median, mean, minimum and maximum values of the absolute error in each sub-dataset by MCMC method (EM algorithm)

Sub-set	1	2	3	4	5
Median	2.74534	2.92685	2.74620	2.59463	2.88151
Mean	3.23935	3.20927	3.12462	2.99480	3.12390
Minimum	0.00181	0.00005	0.00032	0.00647	0.00649
Maximum	33.9628	34.7273	29.4821	31.4368	25.5896

Table 4-6. Median, mean, minimum and maximum values of the absolute error in the 5-fold cross-validation (Comparison between neural networks and MCMC method)

Model	Neural Networks	MCMC (EM algorithm)
Median	1.164076	2.781106
Mean	2.221564	3.138392
Minimum	0.000005	0.000315
Maximum	37.401410	34.72727

Table 4-7. Pearson's correlation coefficient of observed and predicted CPUE in the 5-fold cross-validation (Comparison between neural networks and MCMC method)

Model	Neural Networks	MCMC (EM algorithm)
Correlation coefficient	0.59046	0.31644

- シグモイドを使用する
- 中間層は1つに固定し、中間素子数は以下の条件により逐次的に決定する
 - 中間素子数は2から1ずつ増加させ、以下の条件を満たしたら停止する
 - 入力変数は全て正規化（0-1変換）し、出力変数における観測値と予測値の最大絶対誤差が、学習用および検証用の両方で0.01以下になったら停止させる（順序のないカテゴリカル変数ゆえに、ダミー変数を作成）
 - 各々のケース（中間素子数を固定した場合）における学習は100,000回で停止させる
- 注）上の停止規則を適用し、ベースケースでの中間素子数は36と推定された。

なお、4-4節で述べる予測値の精度検証を目的として、ニューラルネットワークによる解析と全く同じデータを使用して、EM アルゴリズムに基づく MCMC 法（Markov Chain Monte Carlo method）による計算を行った（Little and Rubin, 2002）。具体的には、共分散分析モデルにおける平均ベクトル及び分散共分散行列を Jeffreys の事前分布を仮定してシミュレートする Bayes 的な方法を使用しており、多重代入法により 5 回の試行における平均値を CPUE の欠測部分に補完したが、解析には SAS（Version 9.1.3, SAS Inc.）を利用した。

4-4. 予測値の精度検証

本節では、ニューラルネットワークに予測された

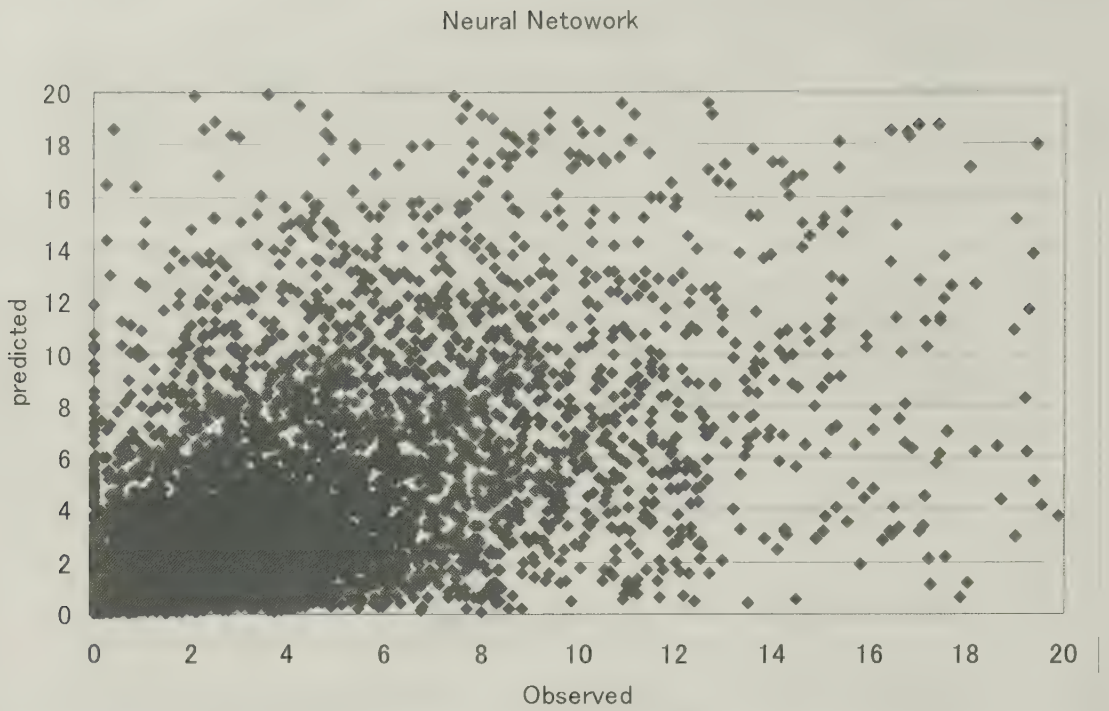


Fig. 4-6. Overall correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the neural networks for southern bluefin tuna.

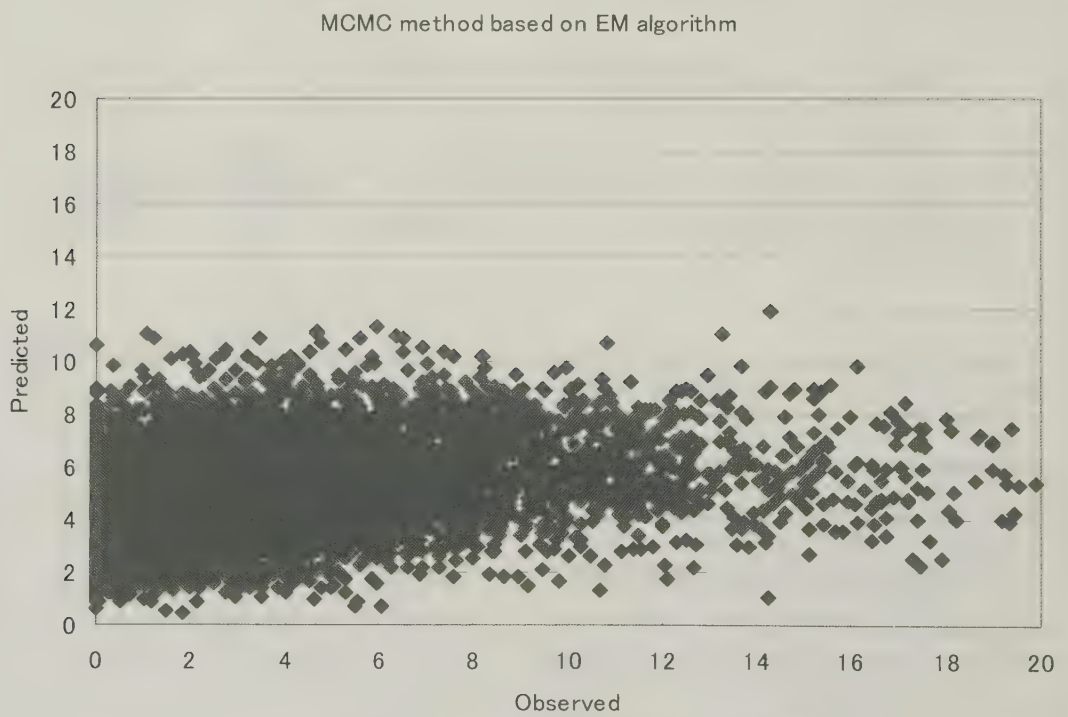


Fig. 4-7. Overall correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the MCMC method based on the EM algorithm for southern bluefin tuna

CPUE の精度について検討する。原則として、操業のないセル（教師無しデータ）による精度は計算出来ないため、n-fold cross-validation と呼ばれる正解の一部を故意に隠して予測を行い、観測値と比較することによって精度の検証を行った。ここでは、操業があるセルである教師付きデータをランダムに5分割し、それぞれ1つずつのサブセットを隠して、すなわち教師無しとみなしてニューラルネットワークによるルールを作成した。全部で5通り（Table 4-1, I - V）の計算を行い、比較検討したが、精度評価のための5-fold cross-validation の概略を Table 4-1に示す。

なお、精度検証のための5つのニューラルネットワーク（1-5）の計算条件は、全てベースケースと同じくし、もちろん教師付きデータのランダム分割を行った。そして、5-fold cross-validation を用いた精度検証には、観測値と予測値の標本相関係数および絶対誤差の平均値および中央値を利用した。観測値と予測値の平方誤差でなく絶対誤差を使用した主な理由は、ニューラルネットワークにおける中間素子数決定の停止規則との整合性を保つためである。

標本相関係数の分割されたサブセット毎の値およびそれらのプロットは、Table 4-2および Fig. 4-2のよ

うになる。全てのサブセット（1-5）について標本相関係数の値は比較的に高くなっており、そのことは相関プロットからも見て取れる。

これと全く同じデータセットを用いて（5つに分割されたサブセットも全く同一のものを使用）、欠測値解析のための統計手法（EM アルゴリズムで補間した MCMC 法：分散分析型モデルを仮定して、多重代入法により5回の試行の平均値を補完した）により計算された標本相関係数（Table 4-3）と比較すると、ニューラルネットワークに基づく CPUE 予測値により算出された相関係数の値は、MCMC 法によるそれに比べて2倍程度と、かなり高くなっている。

また、それらの相関プロット（Fig.4-3）から、極端に小さな観測値を多少大きく、かなり大きな観測値を小さめに推定するという中心への回帰傾向が、EM アルゴリズムで補間した MCMC 法の場合に認められる。

EM アルゴリズムは欠測値補間の代表的なアルゴリズムであり、多変量正規分布を仮定した線形モデルと位置付けられる。実際には、観測データと繰り返しがt回目のパラメーター推定値が与えられた下で完全データの対数尤度（観測データの対数尤度と欠測部

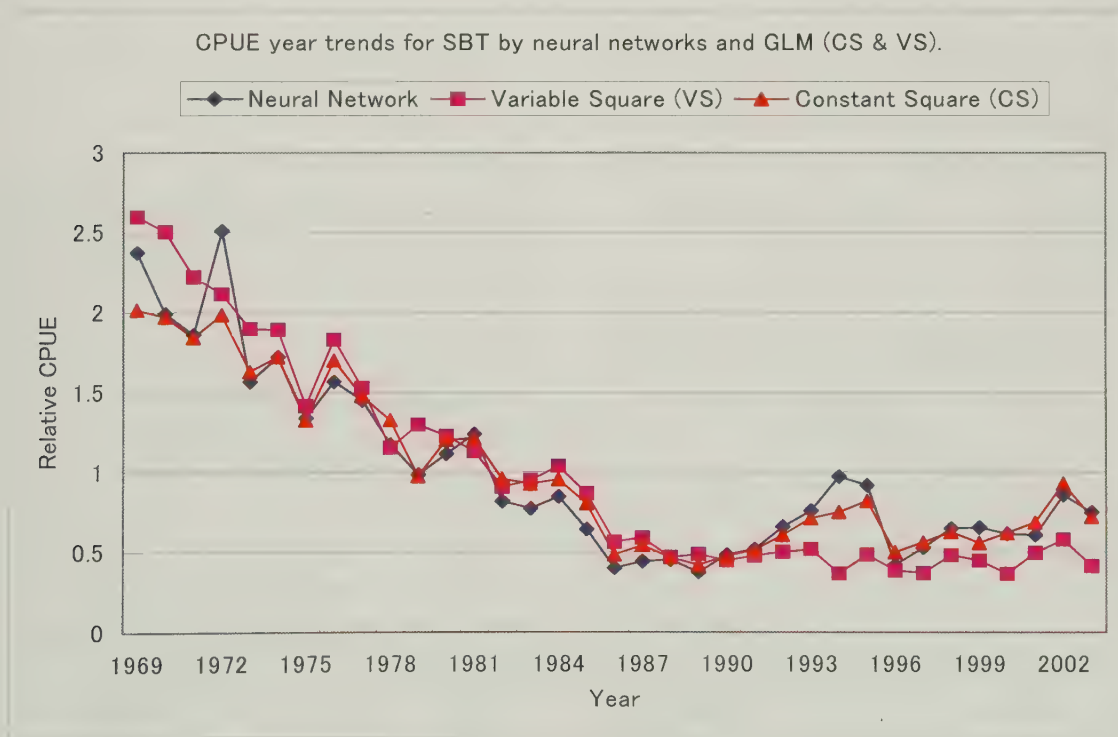


Fig. 4-8. Comparison among the results of attribution analysis (i.e. year trend of CPUE) based on the predicted CPUEs for southern bluefin tuna obtained from the neural networks and ANCOVA model.

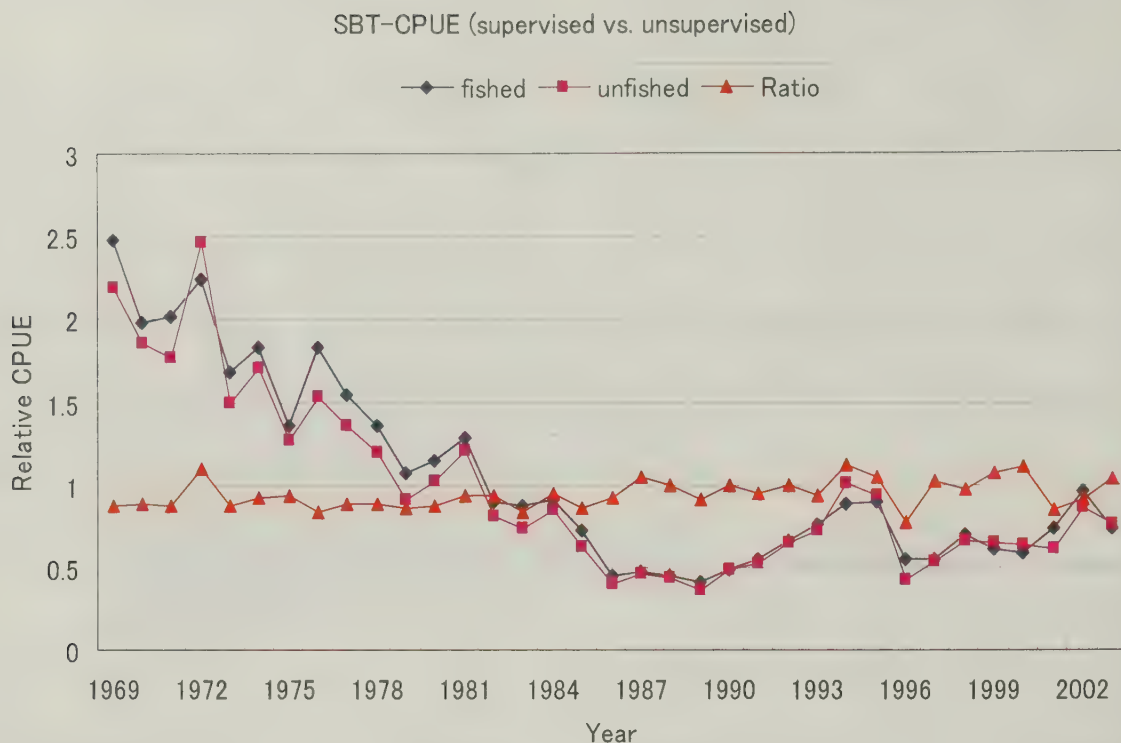


Fig. 4-9. Comparison of CPUE year trends between the supervised (i.e. with observations) and unsupervised (i.e. without observations) data based on the predicted CPUE for southern bluefin tuna.

分の予測分布, すなわち観測値とパラメーターを所与とした欠測値の対数尤度, の和の形で表現出来る) の条件付き期待値を計算する E ステップと, E ステップで求めた対数尤度の期待値を最大化してパラメーターを求める M ステップから成り立つ。具体的には, 対数尤度関数の変化率が微小になるまで, E ステップと M ステップを交互に繰り返す。解析では, Jeffreys prior と呼ばれる Fisher 情報行列の行列式の平方根に比例させた分布を事前情報として利用し, 多重代入法による 5 回の試行の平均値を欠測値の補間に使用した。

次に, ニューラルネットワークと MCMC 法により計算された CPUE 予測値, および対応する CPUE の観測値を用いて, 残差 (= 観測値 - 予測値) を図示するとそれぞれ, Fig. 4-4 および Fig. 4-5 のようになる。

そして, ニューラルネットワークにより推定された CPUE 予測値を用いて分割されたサブセットごとに観測値と予測値の絶対誤差の平均値, 中央値及び最大最小値を計算すると Table 4-4 のようになる。なお, MCMC 法により補完された予測値に基づく統計量を, Table 4-5 に示す。

注) 2 つの表では Maximum observed CPUE が

39.13734, Minimum observed CPUE が 0 となり, 絶対誤差は全て正解を隠した場合の汎化誤差を表している。

標本相関係数と同様, ニューラルネットワークによる観測値と予測値の絶対誤差の統計値の方が, MCMC 法のそれらよりも小さい値になっている。しかし, ニューラルネットワークから得られた絶対誤差は, 5 つ全てのサブセットにおいて中央値と平均値の差が大きくなっている。これは分布形が正規分布のように左右対称でなく, 対数正規分布のような形であるためと考えられる。

本節の最後に, サブセット毎ではなく, 全体として見た場合のニューラルネットワークと EM アルゴリズムを利用した MCMC 法との 5-fold cross-validation によるモデル比較結果について述べる。Fig. 4-6 および Fig. 4-7 はそれぞれのモデルにおける観測値と予測値の相関プロットを, Table 4-6 および Table 4-7 はそれぞれ 2 つのモデル (ニューラルネットワーク vs. EM algorithm による MCMC 法) における予測値に関する統計量および観測値と予測値の相関係数値を表している。

EM アルゴリズムを利用した MCMC 法は、絶対誤差の中央値と平均値の乖離傾向がさほど見られないが、しかしこれらの値はニューラルネットワークの場合に比べてかなり大きくなっている。この現象からもニューラルネットワークによる予測値の精度は MCMC 法のそれらと比較して良いことが確認された。

しかし、ニューラルネットワークにおいても、Pearson’s 相関係数の値は0.6程度があり、必ずしも高いとはいえない。その上、MCMC 法による予測ほど

ではないが、ニューラルネットワークを用いても中心への回帰傾向が依然として認められるため、注意を要する。逆に言えば、EM アルゴリズムによる MCMC 法の予測性能が非常に悪く、推測機能を果たしていないとも考えられる。

4-5. 抽出された CPUE 年トレンド（要因分析結果）
ニューラルネットワークによる予測値をベースにした CPUE 年トレンド抽出は (4.5) 式において月・エ

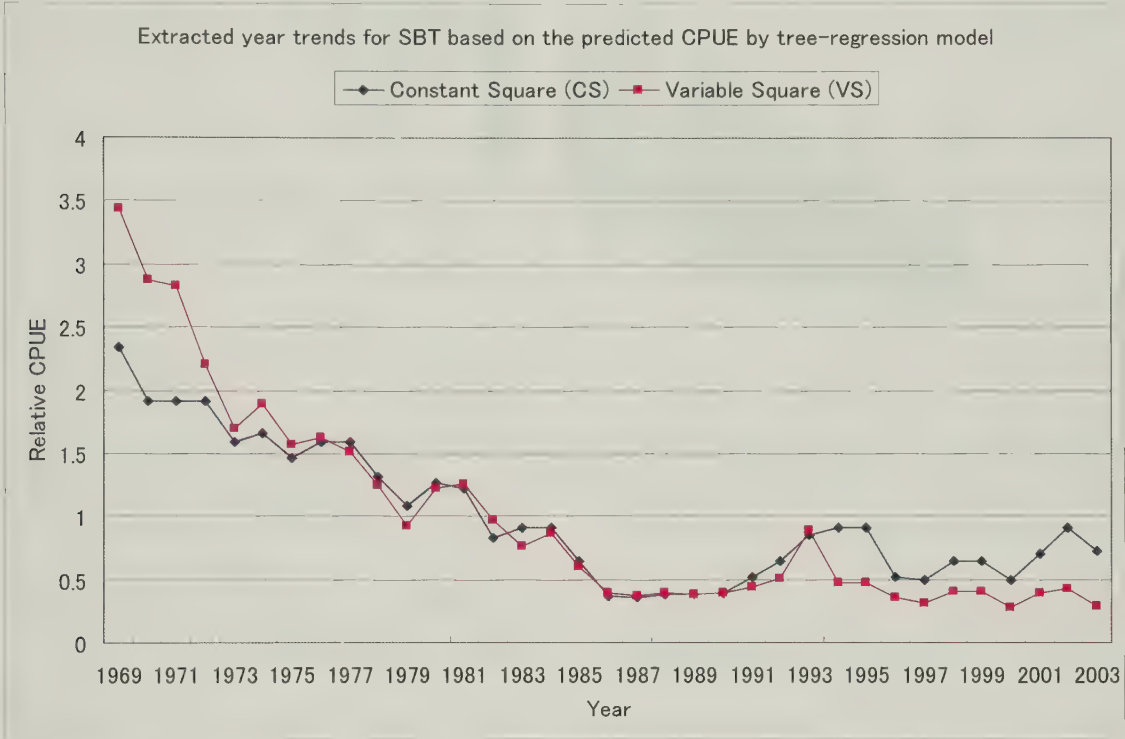


Fig. 4-10. CPUE year trends based on the estimated values by the tree regression model (Constant Square and Variable Square).

Table 4-8. Pearson’s correlation coefficient of estimated (i.e. supervised) CPUE by tree-regression model and predicted CPUE by the neural networks

Hypothesis	constant square (CS)	variable square (VS)
Correlation coefficient	0.91747	0.56288

Table 4-9. Median, mean, minimum and maximum values of the absolute error by the neural networks

Hypothesis	constant square (CS)	variable square (VS)
Median	0.512460	0.0991
Mean	0.713396	0.881654
Minimum	0	0
Maximum	8.033459	16.6517
Remark) Maximum supervised CPUE: 16.91, Minimum supervised CPUE: 0		

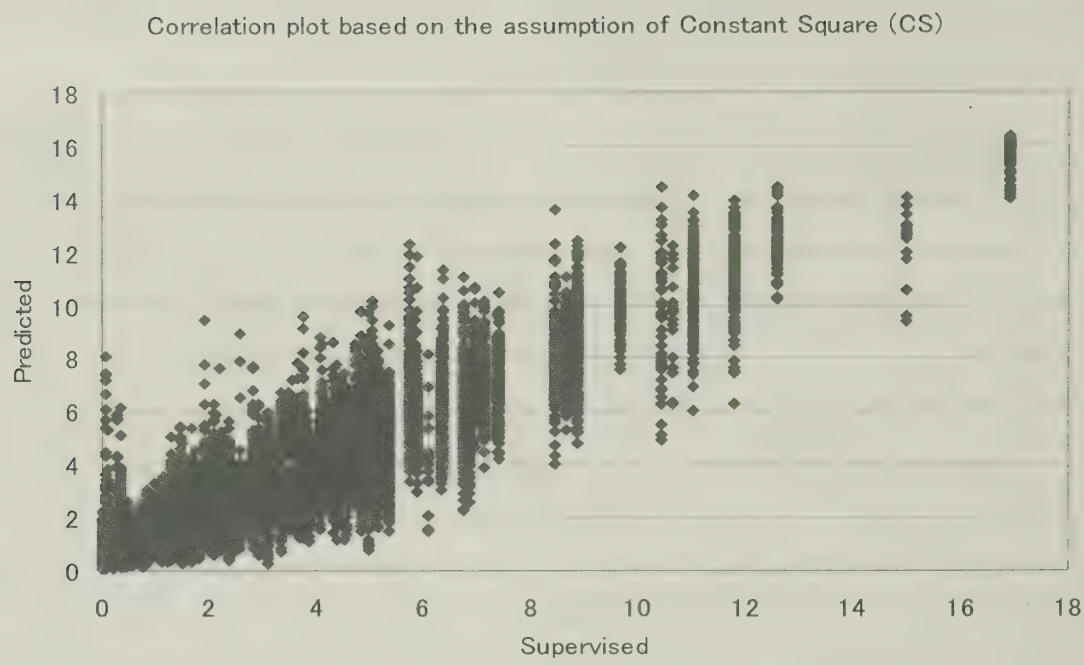


Fig. 4-11. Correlation plots of estimated values by the tree regression model (i.e. supervised data) and the corresponding predicted ones by the neural networks based on the assumption of constant square (CS).

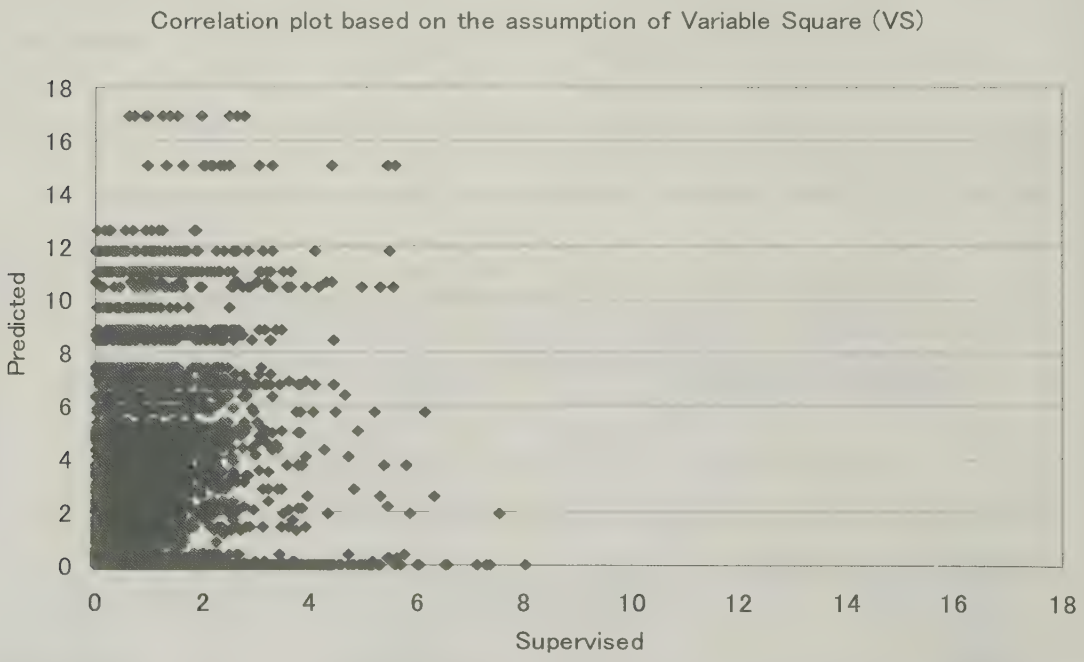


Fig. 4-12. Correlation plots of estimated values by the tree regression model (i.e. supervised data) and the corresponding predicted ones by the neural networks based on the assumption of variable square (VS).

リア（緯度・経度）ともに平均値を使用した。実際には、月やエリアの総和を取る場合も含め4通り全て年トレンドを計算したが、その傾向にさほど違いがなかったため、月・エリアともに平均値を使用した。

Fig.4-8は、この方法により抽出されたニューラルネットワークによるCPUE年トレンドと、共分散分析モデルによるそれらとの比較を示している。その結果、ニューラルネットワークによるCPUE年トレンドは、共分散分析によるCS仮説（サブエリアで一樣に分布すると考えた仮定）に基づく推定値から得られたそれと比較的良く似ており、VS仮説（操業がないセルのCPUEをゼロと置く仮定）に基づく推定値によるCPUE年トレンドとはかなり異なっている。

なお、CPUE年トレンドの推定自体は両仮説と関係しないが、年トレンドの抽出に用いるセル毎のCPUE推定値がCS仮説とVS仮説で異なるために、最終的に得られたCPUE年トレンドもVS仮説とCS仮説で異なったものになる。

それを傍証するように、操業がある部分（教師付きデータ）と無い部分（教師無しデータ）に分けた場合の要因分析結果、すなわち抽出されたCPUE年トレンドを比較すると、全体として教師無し部分のCPUEが教師付き部分のCPUEの7割ないし9割程度の値を示している。Fig. 4-9では、教師付き部分および教師無し部分のそれぞれのCPUE年トレンドとそれらのCPUE比（（操業が無いセルのCPUE）/（操業があるセルのCPUE））の年トレンドを表している。

4-6. 現状に合わせたニューラルネットによる予測値のバリデーション

本節では、CPUEデータや設定条件を出来るだけミナマガロの状況に近い形式にして、ニューラルネットワークによる計算機シミュレーションを行う。解析手法は4-3節での手順を踏襲するが、教師付きデータと教師無しデータの割合を4対1から現実の7,697対22,123（ほぼ1対3）に変更し、CS仮説およびVS仮説に基づくCPUEデータ（樹形モデルによる推定値）を仮定して、CS仮説およびVS仮説が再現、そして判別出来るか否かのバリデーションを行った。モデルの比較基準としては樹形モデルによる推定値とニューラルネットワークによる予測値の絶対誤差および相関（Pearson's 相関係数と相関プロット）を使用し、合わせて両者による抽出されたCPUE年トレンドを比較検討した。解析の概略および手順は以下の通りである。

4-3節の解析と同じデータ（教師付きと教師無し合計で29,820件）を用いる。漁業（操業）があるセル（5×5/月）のデータ^a（教師付き：全7,697件）を用いて、

樹形モデルの代表的なアルゴリズムであるCHAID（Hartigan, 1975）によるルール作成を行い、このルールを使用して操業（漁獲）がないセル（5×5/月：教師無し：全22,123件）のCPUEの予測値を推定する。その際に、CS仮説に基づく場合には操業がないセルに対して樹形モデルによるCPUE推定値を利用するが、VS仮説に基づく場合には一律に0を対応させる。操業があるセルではすべて対応する樹形モデルによるCPUE推定値を用いるため、CS仮説とVS仮説の教師信号の違いは操業がないセルにのみ表れる。いずれにせよ、本節の計算機実験では、操業がない時空間のみならず操業がある時空間も含めた全29,820件の教師信号を使用する。

次にこの2つのデータセット（CS仮説およびVS仮説に基づくケース）について、それぞれデータ件数が7,697対22,123になるような2つのサブセットにランダム分割する。前者を教師付きとみなしてニューラルネットワークの学習に使用し、後者を故意に教師なしと考えて予測し、樹形モデルによるCPUEの推定値と比較する。すなわち、4-3節での観測値および予測値が、本節ではそれぞれ教師データである樹形モデルによるCPUE推定値（以下、樹形CPUE推定値と表記する）およびニューラルネットワークによるCPUE予測値（以下、ニューラルCPUE予測値と略す）に対応している。

なお、バリデーションでのデータの2分割について、本節で用いたランダム分割の条件として操業位置もランダムに分布している必要があり、特にVS仮説の場合に問題となりうる。ただし、ミナマガロ資源に対する努力量としては、極端に偏った集中分布ではなく、（CS仮説のみならずVS仮説においても）どちらかと言えばランダムに近い形になっている。そこで、現状とかけ離れた仮定ではないと判断し、今回の計算機実験ではランダム分割を使用した。

この現実の状況にある程度即したニューラルネットワークによるバリデーションにおける教師付きデータとして、樹形モデルによるCPUE推定値を利用した理由としては、CS仮説およびVS仮説に対応するデータセットへの変換が容易であること、似たような性質を持つ要因をグルーピングする樹形モデルの特徴が条件（特に分割されたサブエリア内で一樣に分布するというCS仮説の仮定）にマッチしていることに加え、これら（CS仮説とVS仮説に対応する樹形CPUE推定値）に基づいて抽出されたCPUE年トレンドの違いが顕著に表れていること（Fig. 4-10）が挙げられる。

CS仮説およびVS仮説を想定した場合の樹形CPUE推定値とニューラルCPUE予測値のPearson's

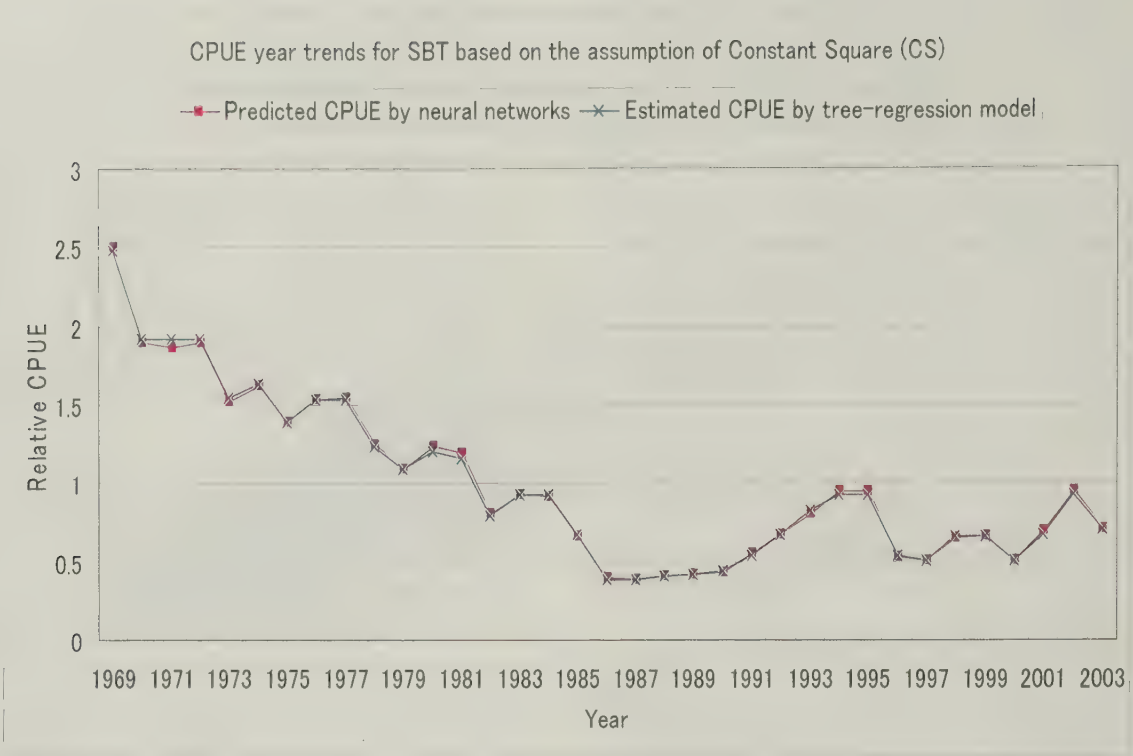


Fig. 4-13. Comparison between CPUE year trends extracted from the estimated values by the tree regression model (i.e. supervised data) and the corresponding predicted ones by the neural networks based on the assumption of constant square (CS).

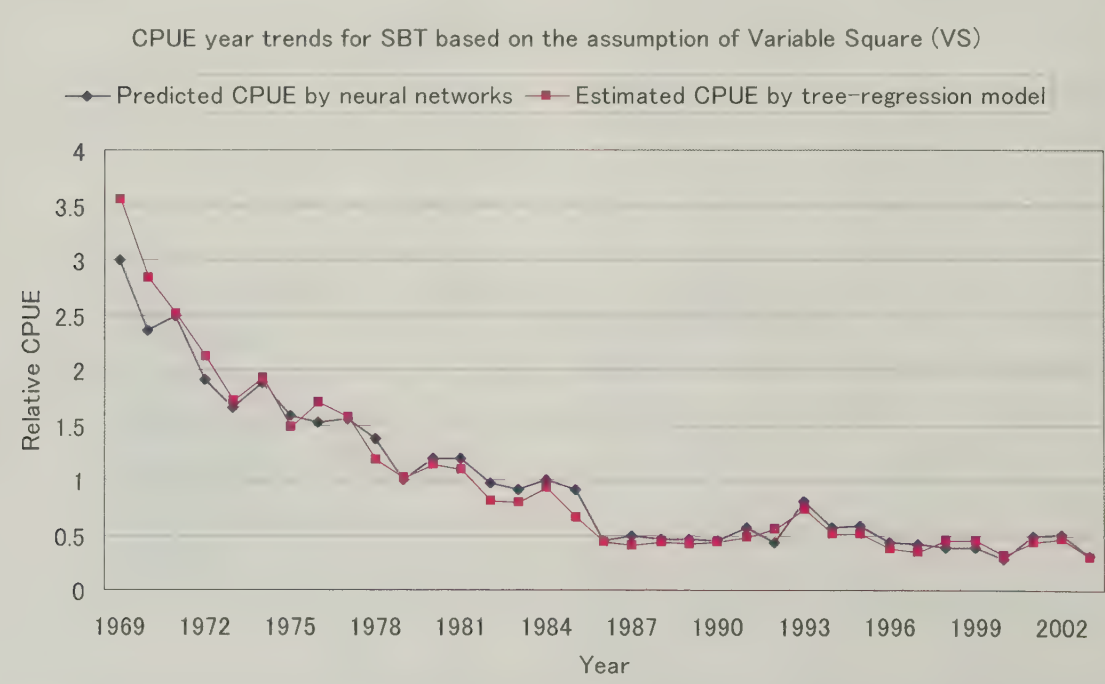


Fig. 4-14. Comparison between CPUE year trends extracted from the estimated values by the tree regression model (i.e. supervised data) and the corresponding predicted ones by the neural networks based on the assumption of variable square (VS).

相関係数の値、絶対誤差の平均値および中央値、最大最小値を Table 4-8と Table 4-9に示す。また、両方の仮説に対応する樹形 CPUE 推定値とニューラル CPUE 予測値の相関プロットは Fig. 4-11および Fig. 4-12のようになる。

これらの図表から判断すると、CS 仮説における数値指標は VS 仮説の場合のそれに比べてかなり良くなっている。このことは相関プロットからも読み取れる。特に CS 仮説に対応する場合の（樹形 CPUE 推定値とニューラル CPUE 予測値の）相関係数は0.91と非常に高くなっており、相関プロットもきれいな形になっている。一方、VS 仮説を想定したケースの相関係数値は CS 仮説のそれよりも低くなっており、教師データよりも大きく予測したデータセットが影響していると考えられる。しかし、絶対誤差の中央値は非常に小さい値になっており、VS 仮説で0と設定した操業がないセルのニューラルネットワークによる予測は、CS 仮説ほどでないとはいえ、比較的うまくいっていることが分かる。

次に、(4.5) 式の方法により抽出された CPUE 年トレンドを Fig. 4-13 (CS 仮説の場合) および Fig. 4-14 (VS 仮説の場合) に示す。ここでは、教師付きデータである樹形 CPUE 推定値から抽出された CPUE 年トレンドと、バリデーションにおけるニューラル CPUE 予測値から推定されたそれとの比較を行っている。

その結果、予測精度が高い CS 仮説の場合のみならず、VS 仮説に対応するケースにおいても、樹形 CPUE 推定値とニューラル CPUE 予測値に基づく CPUE 年トレンドは非常に良く似ている。出来るだけ現状に合わせたシミュレーションの結果から判断して、CS 仮説と VS 仮説の再現および判別がある程度は可能であると思われる。

4-7. まとめ

本節では、ミナミマグロ資源への適用を通じたニューラルネットワークによる CPUE 予測と要因分析についてのまとめと今後の課題について、整理する。

第4章では、教師付きニューラルネットワークを使用して操業がない時空間のミナミマグロ CPUE を予測し、これらの予測値に基づいて CPUE 年トレンドを推定するための簡便な要因分析手法を提案した。この方法により抽出されたニューラルネットワークによる CPUE 年トレンドと共分散分析によるそれらとの比較を行った結果、ニューラルネットワークによる CPUE 年トレンドは、共分散分析に基づく CS 仮説のそれと比較的良く似ており、VS 仮説の年トレンドとはかなり異なっていた。このことは、ミナミマグ

ロ資源解析上の問題となっていた操業がない時空間の CPUE 解釈について、過去から現在への大幅な漁場の縮小を踏まえ、水産学的な見地から一定の裏付けを与えた研究であると考えられる。すなわち、操業がなくなった時空間においてもミナミマグロ漁業が存在するセルの周辺とほぼ同等の資源密度になっていることを示唆している。

さらに、n-fold cross-validation による予測値の精度評価を全く同じデータセットを用いてニューラルネットワークおよび EM アルゴリズムに基づく MCMC 法を利用して行ったところ、ニューラルネットワークによる予測性能は、MCMC 法によるそれよりもかなり良いことが確かめられた。このことから、今回の解析における、ニューラルネットワークによるミナミマグロの操業がないセルの CPUE 予測精度が、他の方法と比べてかなり高くなっていることが確認された。

なお、実データを利用した現状にマッチした形でのニューラルネットワークによる CPUE 予測値をバリデーションしてみたところ、CS 仮説の方が VS 仮説に比べて精度が高かった。抽出された CPUE 年トレンド等から判断すると、實際上 CS 仮説と VS 仮説の判別および再現がある程度可能であると思われる。

以下、解析上の問題点および今後の課題について、項目ごとに整理する。

・予測に関するクロスバリデーションの方法

今回は、教師付きデータをランダムに5分割したサブセットを用いて、標本相関係数と5-fold cross-validation により予測値の精度検証を行ったが、クロスバリデーションの際に用いる選択の指標は、本質的かつ重要な問題である。本研究では、ニューラルネットワークの学習停止規則との整合性を保つため、観測値と予測値の絶対誤差を主に使用したが、平均二乗誤差などの他の指標も試したところ、ニューラルネットワークによる値が MCMC 法によるそれらよりも良くなるという同様の傾向が得られた。なお、今回はデータをランダムに分割したが、系統的な誤差に対処するためには規則的なデータの分割を行う必要があるため、現実の漁業状況に合わせた仮定を今後広く取り入れていきたい。

特に操業位置、すなわち努力量が極端に偏って集中分布している場合（特に VS 仮説で起こりうる可能性がある）には、今回使用した現状に即したバリデーション実験（4-6節）におけるデータのランダム分割の仮定が適切ではないため、今後傾向を持つ場合等も含めたデータ分割の方法を検討していきたい。

・要因分析における連続変量の取り扱い

今回の解析では、全ての説明要因が順序のないカテゴリカル変数であったため、簡便な方法を利用して要因分析を行い、ニューラルネットワークによって得られた予測値をベースにしてCPUEの年トレンドを抽出することが出来た。しかし、連続変量を含む場合には、取り扱いが難しい側面を持つ。カテゴリカル変数に変換するのが近道だが、連続変量をそのまま扱える要因分析手法の開発も検討していきたい。

・要因分析手法の検討

本研究では、緯度・経度が5×5のセルおよび月ごとに集計されたCPUEデータを用いているため、すなわち1つの入力データセット (i.e. 添字の組) に対して教師付き部分の出力が必ず1つ存在するため、要因分析の際に、月および緯度・経度について平均を取った場合と総和を取った場合とで、抽出された年トレンドは非常に良く似ている。しかし、データのバランスが取れていない場合、例えば同一の添字に対する複数出力が存在する場合には、この違いは非常に大きいと考えられる。その際に、データによる重み付けをする場合には総和を取り、セルの重みを等しいと置く場合には平均を取るのが妥当であると考えられ、これらは分散分析等におけるtype-2とtype-3の平方和の違いに対応している。今後は、このような計算過程での平均化と総和化の比較検討を行っていききたい。もっとも、1つの入力セット (i.e. 添字の組) に対する複数の出力が存在する場合は、矛盾が生じるゆえにニューラルネットワークによる学習そのものが不適切であるとの考え方も存在するため、適用に際しては細かな注意が必要である。

第5章 Tweedie modelのCPUE解析への応用ゼロ・データの統一的な取り扱い

5-1. はじめに

CPUE標準化において、伝統的に広く利用されてきたCPUE-LogNormalモデル (共分散分析モデル) は、前述の通り、(5.1) 式のような定式化がなされる。

$$\text{Log}(\text{CPUE}) = (\text{Intercept}) + (\text{Year}) + (\text{Area}) + (\text{Season}) + (\text{EMT}) + \dots + (\text{Interactions}) + (\text{Error}), \text{Error} \sim N(0, \sigma^2) \quad (5.1)$$

注) (EMT) は環境要因や漁船に装備されている装置類の効果などの総称である

このモデルでは応答変数であるCPUEに対して自

然対数を取っていることから、Catchがゼロすなわち $\text{CPUE} (= \text{Catch}/\text{Effort}) = 0$ となるデータでは $\text{Log}(\text{CPUE}) = -\infty$ となってしまうため、そのままでは取り扱うことが出来ない。

このことをCPUE解析におけるゼロ・キャッチの問題と呼んでおり、標準化の計算を行うために、大別して以下のいずれかの方法が使用されることが多い。

- 1) 応答変数である全てのCPUEに対して一律に微少量 (定数項) を足し込む方法 (ad hoc 方法)
- 2) 離散変量であるCatchを応答変数に設定し、Poisson分布や負の二項分布を仮定した、Catch-PoissonあるいはCatch-Negative-Binomialモデルを用いる方法 (Catch型モデル)
- 3) CPUEがゼロか否かを分けた上で、ゼロ・キャッチ率をlogitモデルやprobitモデルなどで推定し、ゼロでない部分にのみCPUE-Lognormalモデルや2)のCatch型モデルを適用する方法 (Delta型2段階法) (Lo, 1992など)
- 4) 3)のDelta型2段階法において尤度関数を数珠繋ぎに表現し、パラメーターを同時推定する方法 (Zero-Inflatedモデル) (Lambert, 1992など)

これまでは、(CPUE=0となるデータが存在する場合には) 応答変数であるCPUEに対して一律に微少量を足し込む1)の方法が伝統的に多く用いられてきた ((5.2) 式参照)。

$$\begin{aligned} \text{Log}(\text{CPUE} + \text{constant_term}) = & (\text{Intercept}) + (\text{Year}) \\ & + (\text{Area}) + (\text{Season}) + (\text{EMT}) + \dots + (\text{Interactions}) \\ & + (\text{Error}), \text{Error} \sim N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (5.2)$$

この方法は、解析者に取って扱いやすい反面、主に区間推定における偏りの原因となる。点推定に関しては、理論的には推定値からこの定数項を差し引くことによって偏りを防ぐことが出来るが、実際上は微少量を加えた状態でパラメーター推定を行っており、やはりバイアスが生じる。また、一定量としてどのような値を取れば良いのかという問題もあり、国際漁業委員会のICCATなどでは平均CPUEの10%が用いられているが (ICCAT, 1997)、根拠は不明であり、特に長所も感じられない。

2)の離散変量であるCatchを応答変数にしたPoissonモデルや負の二項分布モデルは、一般化線形モデルの枠組みで取り扱えることもあり、近年多く用いられつつある。当初はCatch-Poissonモデルが使用されていたが、平均と分散が同じという制約が強く、観測されたCPUEデータの現状にマッチ

していないのではないかと感じられるため、徐々に Catch-Negative-Binomial モデルに移行していった経緯がある。水産資源解析分野で広く利用されている統計パッケージ SAS の GEMMOD procedure（一般化線形モデルのコンポーネント）において、負の二項分布モデルが Version 8.2からデフォルトで装備されたことも、Catch-Negative-Binomial モデルが普及した一因である、と考えられる。

なお、最近では CPUE がゼロか否かを分けてゼロ・キャッチ率を (5.3) 式の logit モデルや probit モデルで推定し、ゼロでない部分にのみ共分散分析モデル (CPUE-LogNormal モデル) などを適用する Delta 型 2 段階モデルが用いられつつある。このモデルでは、最初のゼロ・キャッチ率推定のプロセスと次の非ゼロ部分に対する一般化線形モデルの計算において、統計的に有意な説明要因の効果が異なることも多く見受けられ、その解釈を複雑にする側面がある。

E[Log |R/(1-R)|]=(Intercept)+(Year)+⋯+
(Interactions)+(Log (Effort))
但し R (ゼロ・キャッチ率) ~ Binomial (p), すな
わち二項分布に従うとする。

(5.3)

また、2つのモデルの尤度関数を1つに書き下して同時推定することも可能であり、Zero-Inflated モデルと呼ばれている。実際、3)の Delta 型 2 段階モデルと 4)の Zero-Inflated モデルの尤度関数は基本的に同じ

形をしており、パラメーター推定値も理論的には同じになる。しかし、このモデルはかなり複雑で、定義方法によっては CPUE 年トレンドが一意に推定出来ない場合もあるため、水産資源解析において広くは普及していない。

5-2. Tweedie モデルの漁業データへの適用

前節のゼロ・キャッチ問題における現状を鑑み、本報告ではデータを区別することなく統一的に取り扱える Tweedie モデル (Tweedie, 1984) と呼ばれる各々の要素が Gamma 分布に従い、計数値が Poisson 分布に従う確率過程から導かれたモデルに焦点を当てて、詳しく論じる。このモデルは、観測値 Y がゼロに mass point を持ち正の部分で絶対連続となる確率分布であり、式 (5.4) のようにして定式化可能である。

$$Y = \begin{cases} \sum_{i=1}^N X_i & (N=1,2,3,...) \\ 0 & (N=0) \end{cases}$$

(5.4)

但し、 $X_1 \cdots X_N$ は平均 μ 、分散 $\phi \mu^2$ となる Gamma 分布に互いに独立に従い、 N は平均 λ の Poisson 分布に従うこととする。(5.4) 式での $X_1 \cdots X_N$, N はそれぞれイベントとそれが起こる回数を表し、計数値 N を制御することによりゼロ・データを統一的に取り扱うことが可能になる。なお、後述の5.3節および5.4節の例では、観測されたゼロを多く含む CPUE の値が式 (5.4) の Y に対応する。

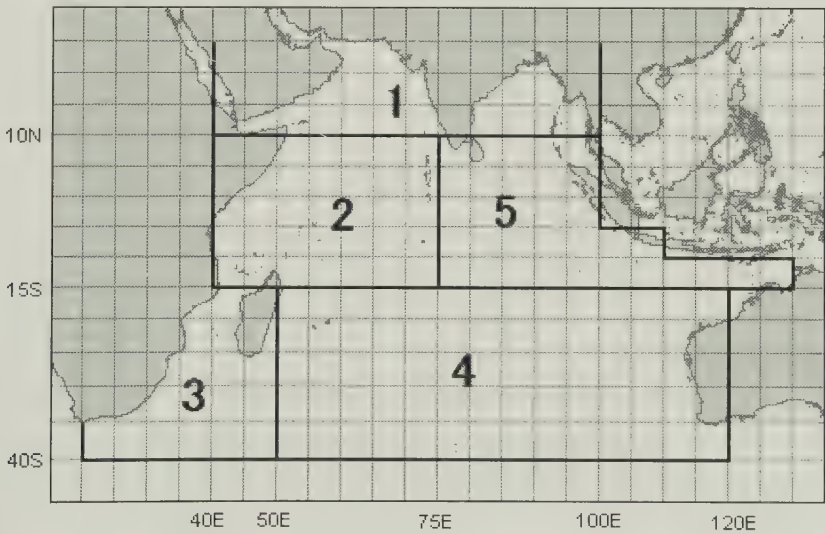


Fig. 5-1. Area stratification used for CPUE standardization of yellowfin tuna in the Indian Ocean caught by the Japanese longline commercial fishery. (Shono, et al., 2005)

この Tweedie モデルは適当な変数変換を施すことにより指数型分布属に帰着出来、一般化線形モデルの中での疑似尤度のフレームワークでの論理展開が可能となるため、最尤推定量が標本算術平均で表現される、という意味において、Tweedie モデルによる推定量は漸近的に良い性質を持つことが知られている (Jorgensen, 1997)。そのため、実際に降水量予測などの問題に適用されており、今後は官庁統計分野（消費支出の分野など）への応用も期待される。

しかし、その一方で他の統計モデルとの比較が個々の推定量に限定され、モデル全体としての比較が困難であるという欠点が存在することには、注意を要する。

Tweedie モデルは、通常の疑似尤度のフレームワークにおける平均一分散関係、すなわち後述の式 (5.8) で定義された分散関数の冪乗数を連続変数に拡張したモデルとも考えられ、この冪係数が最尤法により推定可能なことが特徴的である。また、回帰係数の推定には疑似尤度の枠組みを使用しているため、AIC に代表される情報量規準が、モデル選択に際しては理論的には利用出来ない。変数選択には Deviance などに基

づく stepwise カイ二乗検定を用いることが一般的であり、Q-AIC (quasi-AIC) と呼ばれる情報量規準も提案されているが (Burnham and Anderson, 1998)、理論的妥当性については議論の余地がある。

本研究では、2つの漁業データの解析例を通じて、Tweedie 分布モデルと共分散分析モデルを使用した全ての CPUE に微少量を足し込む ad hoc な方法、さらに一部は Catch を応答変数にした負の二項分布モデルの比較検討を行った。

また、n-fold cross-validation と呼ばれる、データをランダムに n 分割し、出力の一部、すなわち n 分割された 1つのサブセットにおける CPUE を故意に隠した予測を全てのサブセットに関して順番に行う方法を通じて、各々のモデルの精度評価を行った。精度評価の指標としては観測値と予測値の Pearson's 相関係数および平均二乗誤差 (mean squared error: MSE) を使用し、相関プロットを用いて標準化残差の傾向を調べた。

なお、5-3節では日本のはえ縄商業船によるインド洋におけるキハダ資源を、5-4節では日本のはえ縄公

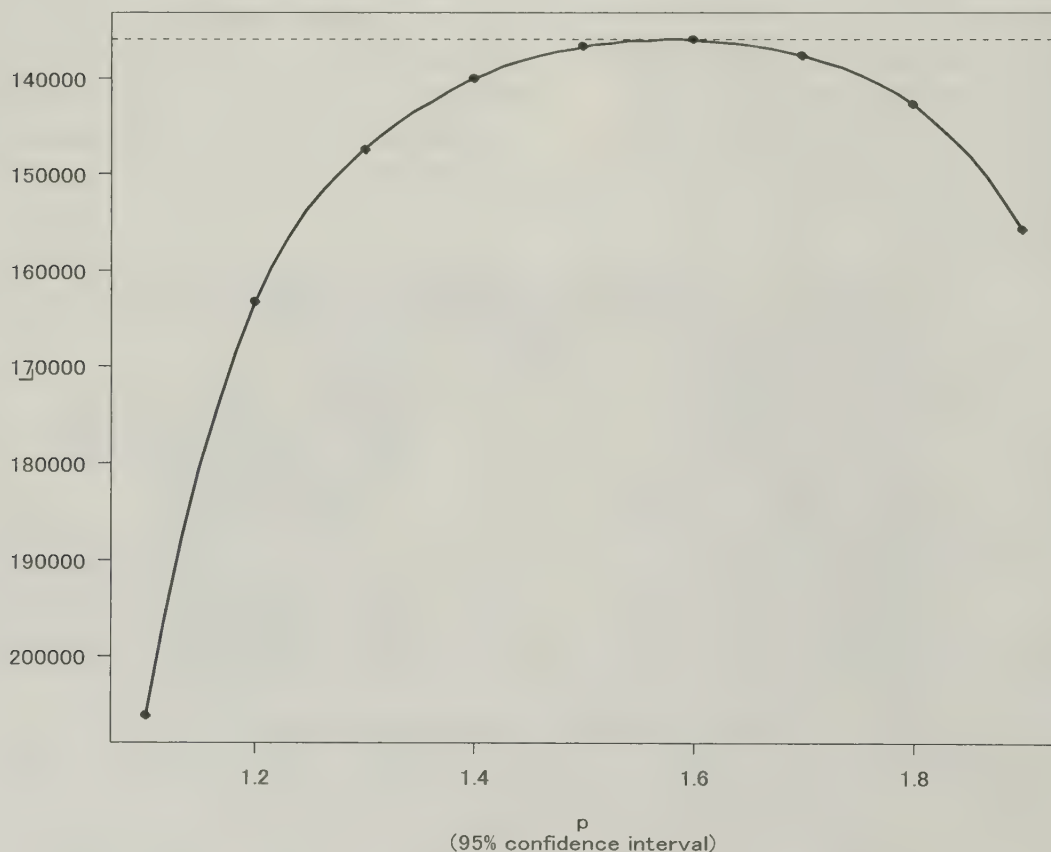


Fig. 5-2. Value of log-likelihood function (L) changing the power-parameter (p) of the Tweedie model for CPUE standardization of yellowfin tuna in the Indian Ocean caught by the Japanese longline commercial vessels.

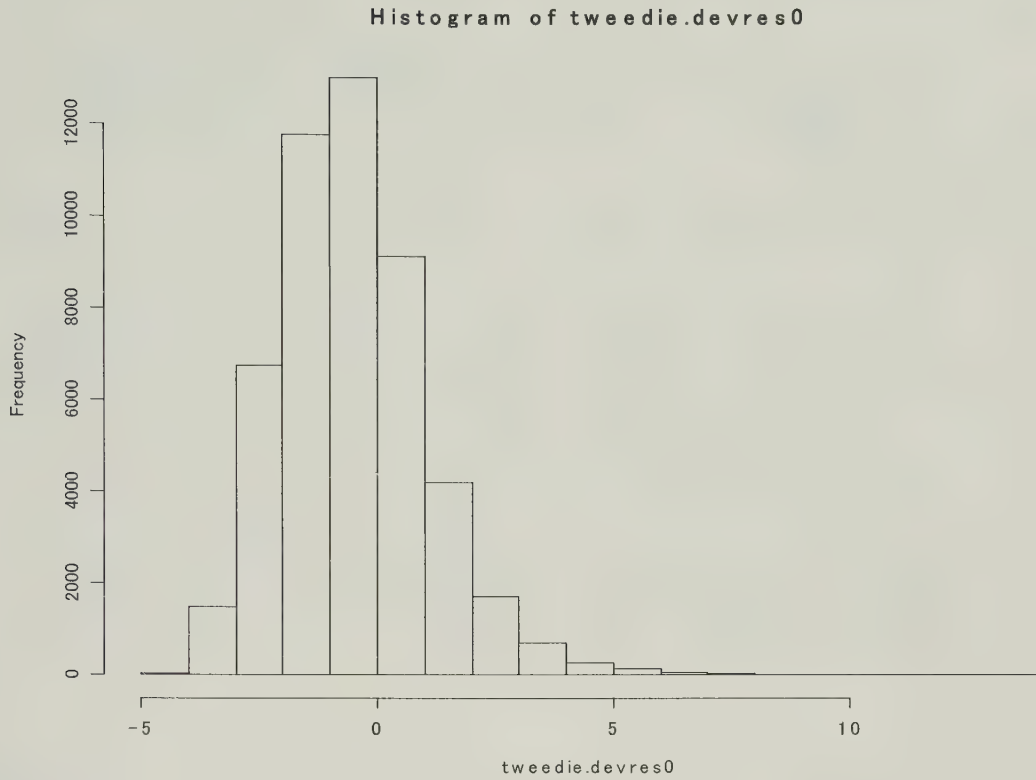


Fig. 5-3. Plots of the standard residual in the Tweedie model for yellowfin tuna.

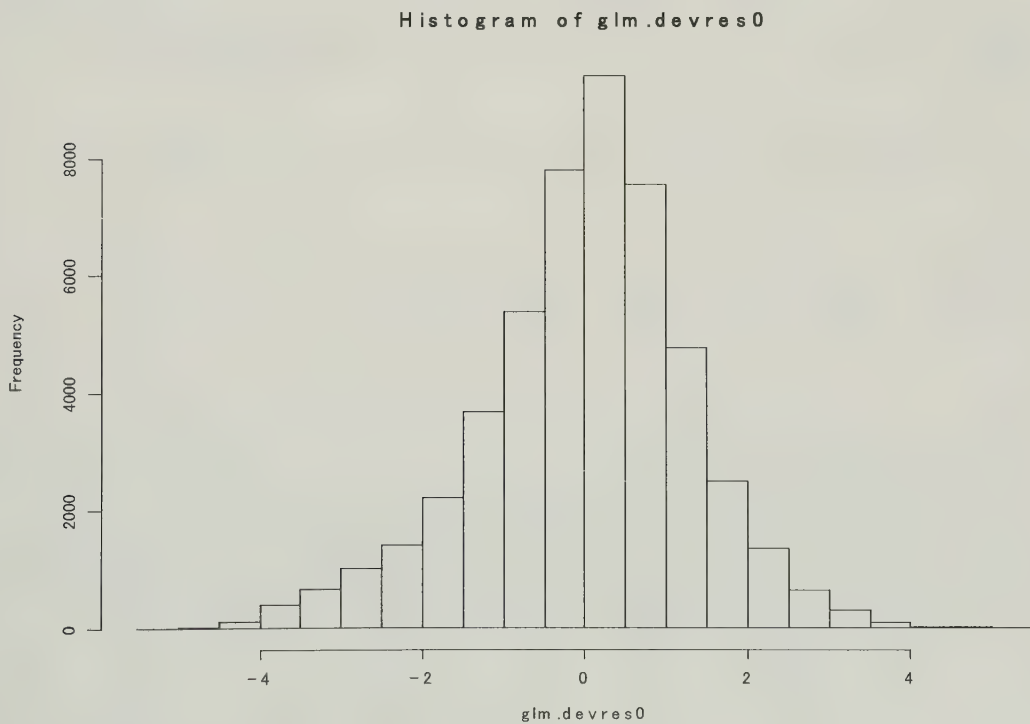


Fig. 5-4. Plots of the standard residual in the ad hoc method for yellowfin tuna.

庁船による北太平洋におけるクロトガリザメ資源を取り上げ、実際の漁業データによる CPUE 解析例として、詳細に検証した。なお、5-5節は本章のまとめである。

5-3. 適用例1：日本のはえ縄商業船によるインド洋キハダ資源の CPUE 解析

本節では、日本のはえ縄商業船によるインド洋キハダ資源の漁獲量・努力量データを使用した CPUE 標

準化を行い、CPUE-LogNormal モデル（共分散分析モデル）において、応答変数である全ての CPUE に対して微少量（一定量）を足し込む ad hoc な方法と Tweedie 分布モデルの比較を目的とする。緯度・経度が5度刻みで月毎に集計された漁獲データを使用し、解析に用いた応答変数と説明要因は、以下の通りである。なお、ゼロキャッチ・データの占める割合は10%程度と比較的低いが、ターゲット種のデータと

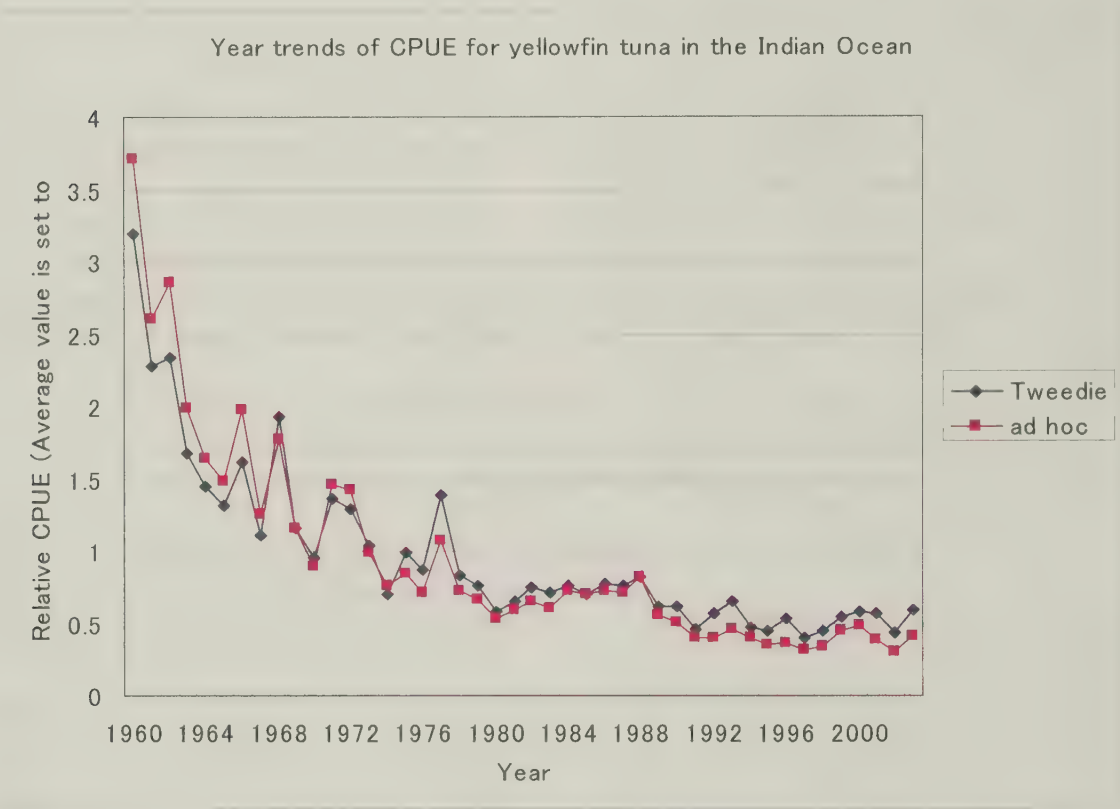


Fig. 5-5. Year trends of standardized CPUE obtained from the Tweedie distribution model and ad hoc method for yellowfin tuna in the Indian Ocean.

Table 5-1. Dataset used for 5-fold cross-validation in the example of yellowfin tuna in the Indian Ocean caught by the Japanese longline commercial fishery

Sub-set	No.of data	Scenarios						
		Base case	I	II	III	IV	V	
1	9,871	Rule	C.V.	Rule	Rule	Rule	Rule	
2	9,872	Rule	Rule	C.V.	Rule	Rule	Rule	
3	9,871	Rule	Rule	Rule	C.V.	Rule	Rule	
4	9,872	Rule	Rule	Rule	Rule	C.V.	Rule	
5	9,871	Rule	Rule	Rule	Rule	Rule	C.V.	

*Rule and C.V. show the sub-dataset for rule making and cross-validation, respectively.

Table 5-2. Model comparison based on the results of 5-fold cross-validation for the example of yellowfin tuna

Candidate model	Pearson's correlation	Mean squared error
Tweedie model	0.493920	3,749,210
Ad hoc method	0.468231	4,222,409

Table 5-3. Pearson's correlation coefficient in each sub-dataset by 5-fold cross-validation for the example of yellowfin tuna

Correlation	I	II	III	IV	V
Tweedie model	0.532	0.473	0.486	0.509	0.486
Ad hoc method	0.508	0.437	0.458	0.498	0.461

Table 5-4. Mean squared error in each sub-dataset by 5-fold cross-validation for the example of yellowfin tuna

MSE	I	II	III	IV	V
Tweedie model	578,187	864,574	798,697	615,102	902,651
Ad hoc method	652,065	972,004	910,298	685,552	1,002,491

しては一般的である。

応答変数—日本のハネ縄商業船によるインド洋におけるキハダ資源の CPUE
(=Catch/Effort) Catch：漁獲尾数,
Effort：針数 (1000本単位)

説明要因—Year：年 (1960-2003)
Month：月 (1-12)
Area：海区 (1-5, インド洋全体を5つに区分 (Fig. 5-1))
Gear：枝縄数 (number of hooks between float, HBF)
SST：表面水温 (sea surface temperature)
MLD：混合層深度 (mixed layer depth)

注) Year, Month, Area は順序のないカテゴリカル変数, 他は連続変数と設定。

最初に, Tweedie モデルの比較対象である ad hoc な方法において, 応答変数に一律に足し込む定数項を0.1と設定し, 全ての主効果と交互作用を含めたフルモデル ((5.5) 式) から年 (Year) の主効果のみを含むヌルモデル ((5.6) 式) まで各々の変数を全ての組合せにわたって取捨選択した候補モデルの中から, 情報量規準 BIC (Baysian information criterion: Schwarz, 1978) により選択されたモデルを最終モデルに設定した ((5.7) 式)。

注) CPUE 標準化における主な目的は年トレンドの抽出であることから, ヌルモデルにおいても, 年 (Year) の主効果は説明要因として含めた。

$$\begin{aligned} \log(CPUE_{ijkl} + 0.1) = & Intercept + YEAR_i + MONTH_j + AREA_k \\ & + GEAR + SST + MLD + (YEAR * MONTH)_{ij} + (YEAR * AREA)_{ik} \\ & + (MONTH * AREA)_{jk} + (YEAR * SST)_i + (YEAR * MLD)_i \\ & + (AREA * GEAR)_k + (AREA * SST)_k + (AREA * MLD)_k \\ & + (MONTH * GEAR)_{ij} + (MONTH * SST)_{ij} + (MONTH * MLD)_{ij} \\ & + (SST * MLD) + ERROR_{ijk}, \quad ERROR_{ijk} \sim N(0, \sigma^2) \end{aligned} \tag{5.5}$$

$$\begin{aligned} \log(CPUE_{ijkl} + 0.1) = & Intercept + YEAR_i + ERROR_{ijk}, \\ & ERROR_{ijk} \sim N(0, \sigma^2) \end{aligned} \tag{5.6}$$

— Final model —

$$\begin{aligned} \log(CPUE + 0.1) = & Intercept + Year + Month + Area \\ & + Gear + SST + MLD + Area * MLD + error, \\ & error \sim N(0, \sigma^2) \end{aligned} \tag{5.7}$$

次に, この ad hoc な方法での最終モデルと同じ要因効果の組合せを使用して, Tweedie モデルによる推定を行った。最初に分散関数の冪係数を最尤法により推定し, 次に回帰係数の各パラメーターを疑似尤度の枠組みを利用して推定した。計算には, フリーの統計パッケージである R (Version 2.2.0) を用いた。

結果については, Tweedie モデルと ad hoc な方法の比較という観点から, Tweedie モデルにおける分

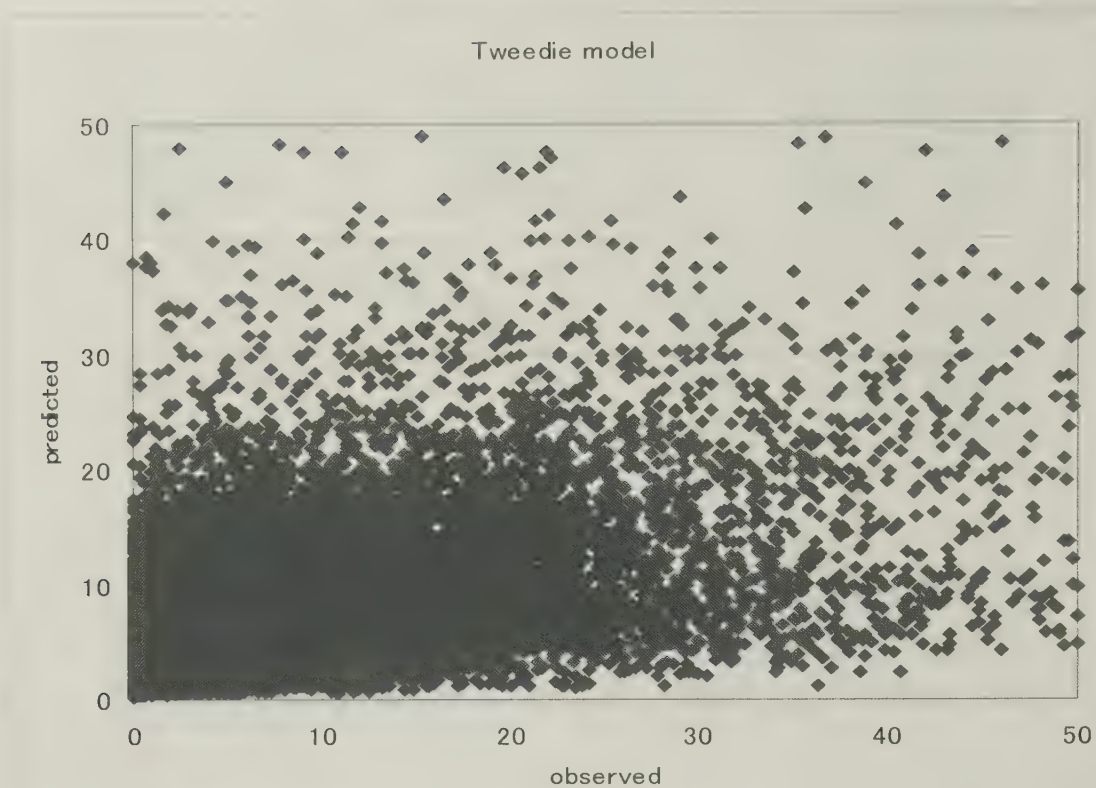


Fig. 5-6. Overall correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the Tweedie model for yellowfin tuna.

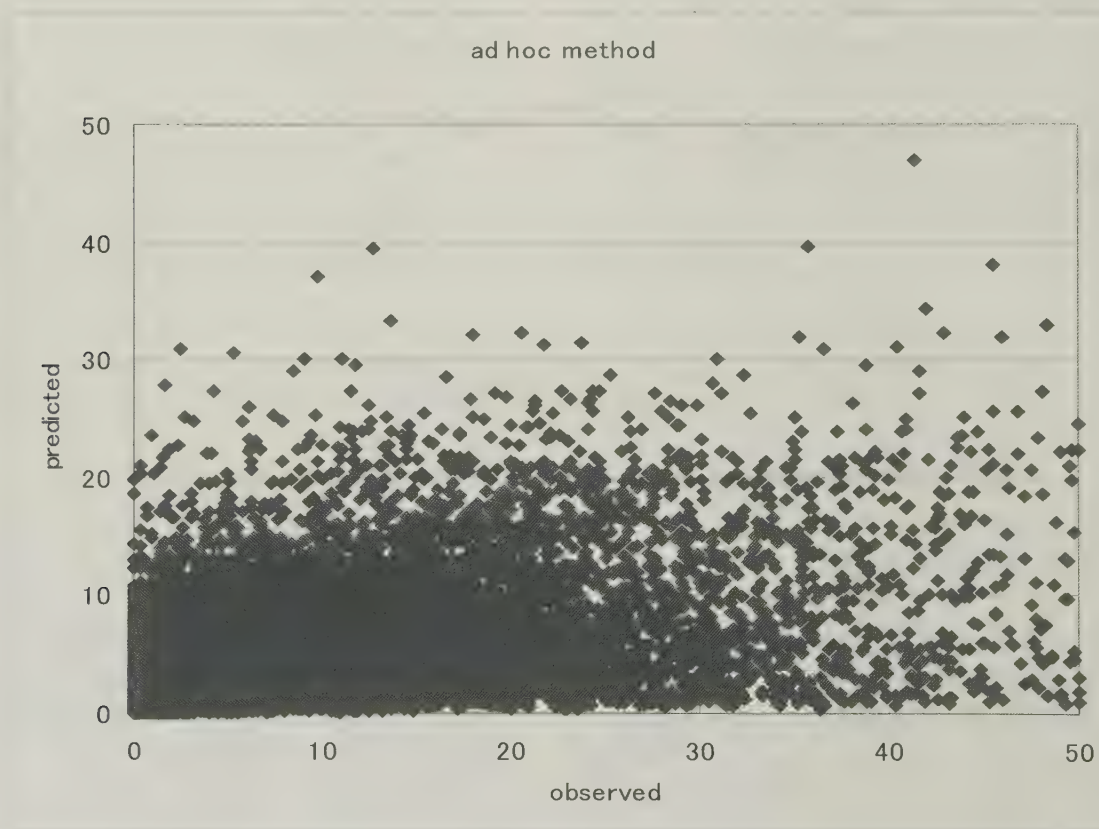


Fig. 5-7. Overall correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the ad hoc method for yellowfin tuna

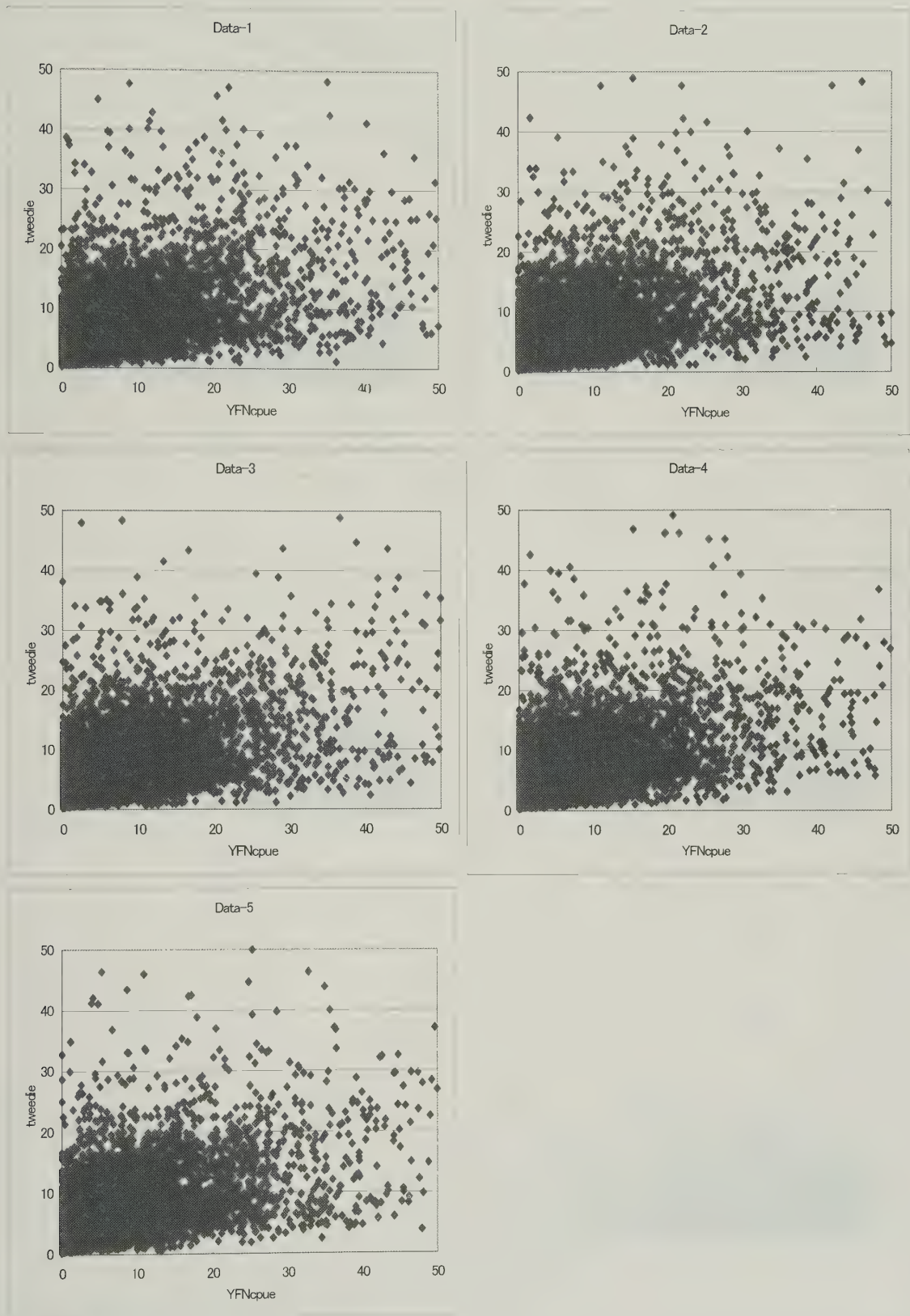


Fig. 5-8. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the Tweedie model for yellowfin tuna in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.

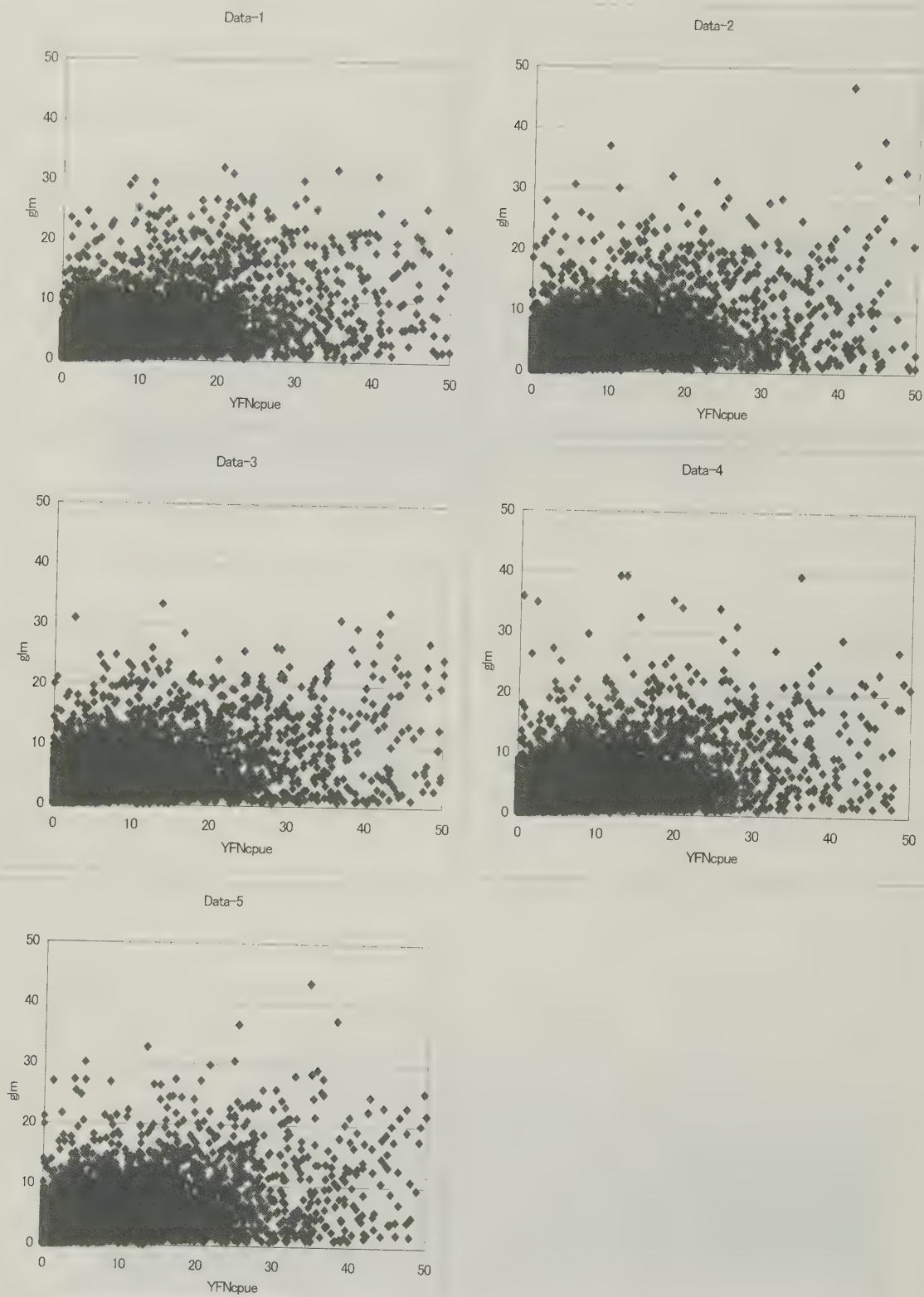


Fig. 5-9. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the ad hoc method for yellowfin tuna in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.

分散関数の冪係数推定や残差分析、2つのモデルにおけるLSMEANSによる抽出されたCPUE年トレンド、5-fold cross-validationにより得られた予測値と観測値の相関プロット、Pearson相関係数、平均二乗誤差などを利用したモデル比較、の順番に述べる。

まず、(5.4)式でのTweedieモデルの定式化において適当な変数変換を行い指数型分布族化し、分散関数の冪係数 p を推定する。

Var [μ]= μ^p

(5.8)

注)pが1, 2, 3の時それぞれPoisson分布, Gamma分布, 逆正規分布を表す。

この冪係数 p は、 $0 < p < 1$ を除く実数で定義されるが、興味の対象は $1 < p < 2$ の範囲であるため、この範囲で尤度関数が最大になる p を求めたところ、その値はおよそ1.58と推定された (Fig. 5-2: x軸が冪係数, y軸が尤度を表す)。

次に、この分散関数の冪係数の推定値を固定し、疑似尤度の枠組みを使用して回帰係数など他の母数を推定したが、モデル比較の観点から、Tweedieモデルにおいてもad hocな方法と同じ説明変数のセット(式(5.7))を使用した。

さらに、Devianceに基づく標準化残差について、そのプロットをFig. 5-3とFig. 5-4に示した。図を見る限りでは、Tweedieモデルとad hocな方法とでは特段の差異は認められない。そして、Type IIIの平方和に基づくLSMEANS (least squared means) によるCPUE年トレンドを計算したところ、傾向にほとんど違いは見られなかった (Fig. 5-5: 平均CPUEを1と仮定した相対値を表す)。この理由としては、ゼロ・キャッチの割合が10%程度と少ないため、ゼロ・データの取り扱いに関するTweedieモデルの特徴が表れていないことが挙げられる。

最後に、5-fold cross-validationの概要について述べる。ランダムに分割されたデータ・セットはTable 5-1の通りであるが、表中でBase以外の5つのケース (I – V) に関して、“Rule”はTweedieモデルもしくはad hocな方法でのパラメーター推定を行うために使用したデータを表し、“C.V.”は正解を故意に隠してcross-validationに使用するための教師無しデータを表している。

まず、全体としてみた場合、すなわち上のIからVまでのcross-validationの結果を繋ぎ合わせた場合の観測値と予測値のPearson's相関係数および平均二乗誤差 (MSE: mean squared error) はTable 5-2の通

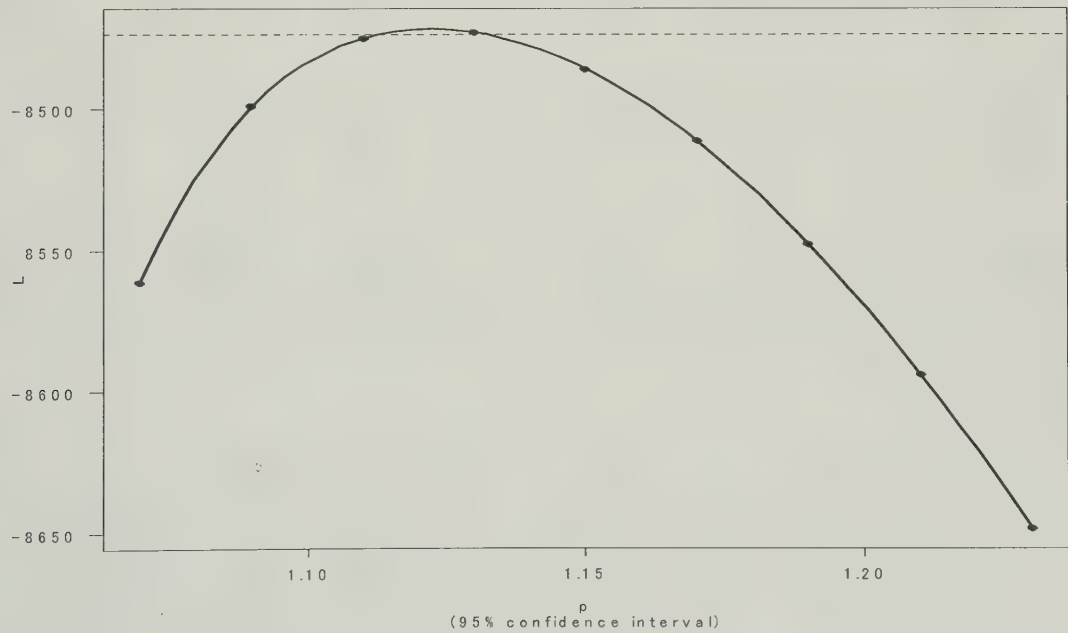


Fig. 5-10. Value of log-likelihood function (L) changing the power-parameter (p) in the Tweedie model for CPUE standardization of silky shark in the North Pacific Ocean caught by the Japanese longline training vessels.

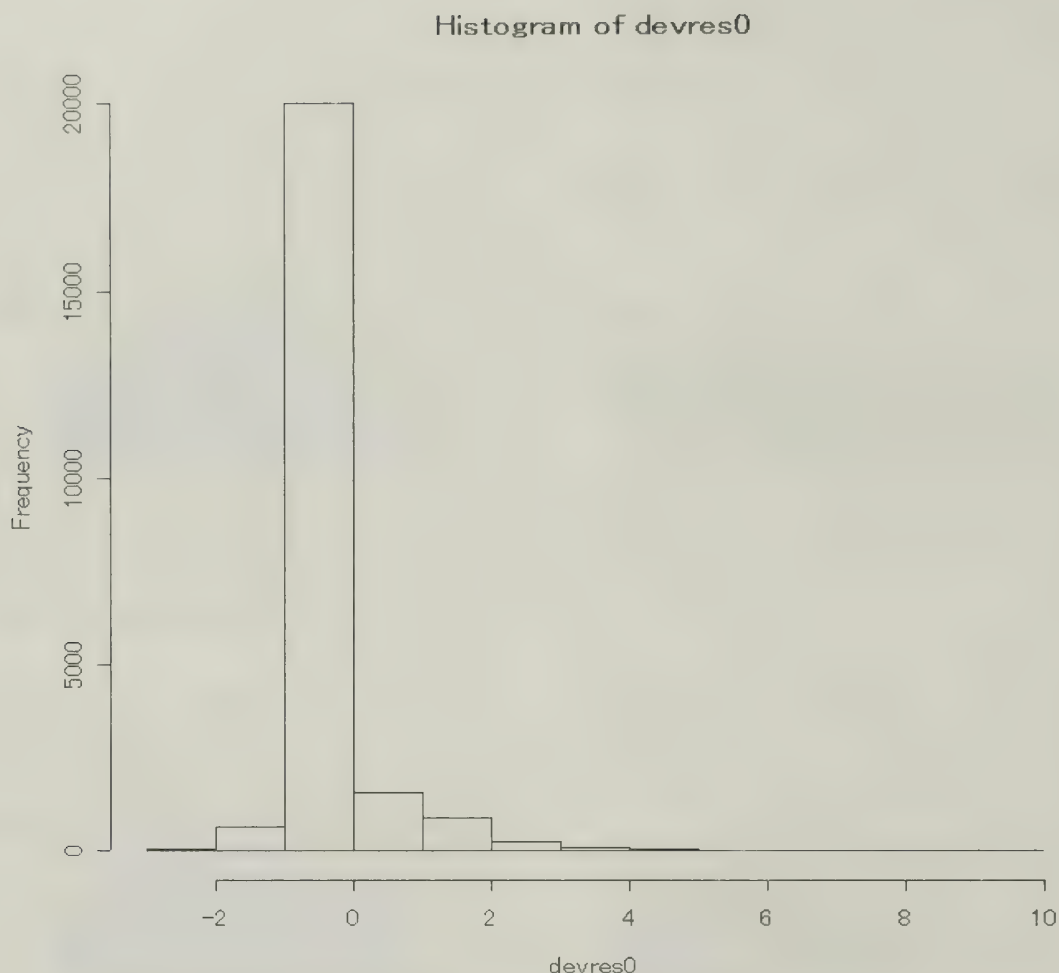


Fig. 5-11. Plots of the standard residual in the Tweedie model for silky shark.

りである。いずれも、Tweedie モデルの方が ad hoc な方法に比べて若干良くなっている。また、5つのケース（I-V）毎、すなわち正解を隠したサブセット毎の Pearson's 相関係数および平均二乗誤差の値は、Table 5-3および Table 5-4のようになる。

これを見ると、全てのケース（サブ・セット）において、相関係数および MSE のいずれも Tweedie モデルの方が ad hoc な方法に比べて良くなっている。

なお、Tweedie モデルおよび ad hoc な方法での観測値と予測値の相関プロットは、全体としては Fig. 5-6および Fig. 5-7のようになり、それぞれのサブセットにおけるプロットは Fig. 5-8および Fig. 5-9の通りである。

5-4 日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロトガリザメ資源の CPUE 解析例

本節では、日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロトガリザメ資源の漁獲量・努力量データを使用した CPUE 標準化を行い、Tweedie 分布モデルと Catch-NB (Negative-Binomial: 負の二項分布, 離散変数の Catch を応答変数に設定して負の二項誤差を用いた一般化線形モデル), CPUE-LogNormal モデル (共分散分析モデル) において、応答変数である全ての CPUE に対して微量 (一定量) を足し込む ad hoc な方法との比較を目的とする。Shot-by-shot と呼ばれる操業毎の漁獲データを使用し、解析に用いた応答変数と説明要因は次の通りである。なお、ターゲット種でない混獲種であるため、ゼロキャッチ・データの占める割合は80%以上と非常に高い。また、公庁船は主に水産高校の実習船であり、一般に商業船よりもデ

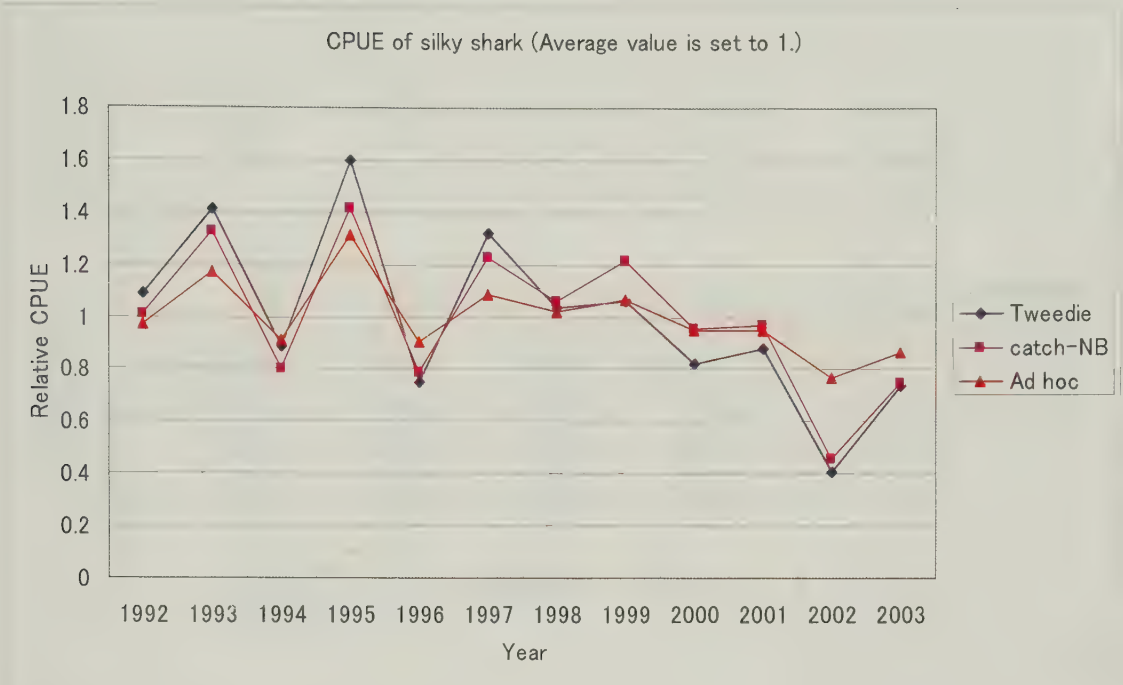


Fig. 5-12. Year trends of CPUE obtained from the Tweedie model, ad hoc method and Catch-NB model for silky shark in the North Pacific Ocean.

Table 5-5. Dataset used for 5-fold cross-validation in the example of silky shark in the North Pacific Ocean caught by the Japanese longline training fishery

Sub-set	No.of data	Scenarios						
		Base case	I	II	III	IV	V	
1	4,688	Rule	C.V.	Rule	Rule	Rule	Rule	
2	4,687	Rule	Rule	C.V.	Rule	Rule	Rule	
3	4,688	Rule	Rule	Rule	C.V.	Rule	Rule	
4	4,687	Rule	Rule	Rule	Rule	C.V.	Rule	
5	4,688	Rule	Rule	Rule	Rule	Rule	C.V.	

*Rule and C.V. show the sub-dataset for rulemaking and cross-validation, respectively.

Table 5-6. Model comparison based on the results of 5-fold cross-validation for the example of silky shark

Candidate model	Pearson's correlation	Mean squared error
Tweedie model	0.502957	6761.768
Catch-NB model	0.450111	11432.45
Ad hoc method	0.446779	8814.842

Table 5-7. Pearson's correlation coefficient in each sub dataset by 5-fold cross-validation for the example of silky shark

Correlation	I	II	III	IV	V
Tweedie model	0.513	0.464	0.558	0.504	0.497
Catch-NB model	0.472	0.431	0.486	0.453	0.427
Ad hoc method	0.456	0.422	0.47	0.46	0.443

Table 5-8. Mean squared error in each sub data-set by 5-fold cross-validation for the example of silky shark

MSE	I	II	III	IV	V
Tweedie model	1,277	1,493	983	1,166	1,842
Catch-NB model	2,035	2,465	1,911	2,259	2,762
Ad hoc method	1,688	1,846	1,375	1,517	2,389

ータの精度が高いことが特徴的である。

応答変数—日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロ
トガリザメ資源の CPUE
(=Catch/Effort) Catch：漁獲尾数,
Effort：針数 (1,000本単位)
説明要因— Year：年 (1992-2003)
Quarter：四半期 (1：Jan.-Mar., 2:Apr.-
Jun., 3：Jul.-Sep., 4： Oct.-
Dec.)
Area：海区 (1-4, 北太平洋全体 (0° N
～40° N) を緯度で 4 つに区分
1: 赤道以北で20度未満, 2: 20度以
北で30度未満
3: 30度以北で40度未満, 4: 40度以
北で50度未満)
Gear：枝 縄 数 (number of hooks be-
tween float, HBF)

注) Year, Quarter, Area は順序のないクラス変数,
Gear は連続変量と仮定

今回の解析では、上記の要因のうちモデルに組み
込める主効果および交互作用を全て含めたフルモデル
から (Year) の主効果のみ含むヌルモデルまでの候
補の中から、情報量規準 BIC によりモデル選択を行
ったところ、ad hoc な方法 (共分散分析モデル) と
Catch-NB モデルで同じ説明変数の組み合わせが選択
されたことから、この要因効果のセットを Tweedie
モデルでも使用し、3 つのモデルを比較検討した。具
体的には、次の式 (5.9) 及び式 (5.10) で表現される。

Ad hoc method
$$\text{Log (CPUE+0.01)} = \text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} +$$
$$\text{Quarter} + \text{Gear} + \text{Area*Gear} + \text{error, error} \sim$$
$$N (0, \sigma^2) \tag{5.9}$$

Catch-NB model
$$E [\text{Catch}] = \text{Effort} * \exp (\text{Intercept} + \text{Year} + \text{Area} +$$
$$\text{Quarter} + \text{Gear} + \text{Area*Gear}, \text{Catch} \sim \text{NB} (a, \beta)$$
$$\tag{5.10}$$

注) 式 (5.9) の右辺の Effort はデータから与えら
れるため、offset と仮定した。

具体的な計算手順、すなわち n-fold cross-validation
の手順および使用した評価指標 (相関係数と平均二乗
誤差) は、モデルが3つ (ad hoc な方法, Catch-NB
モデル, および Tweedie モデル) に増えたこと以外、
基本的には5.3節のインド洋キハダ資源の例と同様で
あり、前節に倣って Tweedie モデルにおける分散関
数の冪係数推定や残差分析、3つのモデル候補におけ
る LSMEANS による抽出された CPUE 年トレンド、
5-fold cross-validation により得られた予測値と観測値
の相関プロット、Pearson 相関係数、MSE (平均二乗
誤差) などを利用したモデル比較、の順に述べる。な
お、解析にはフリーパッケージ R (Version 2.2.0) に
加え、SAS (Version 9.1.3) を用いた (主に Catch-NB
モデルの計算)。

分散関数の冪係数推定値は約1.12となり、Poisson
分布に近い形状を示す (Fig. 5-10)。また、Tweedie

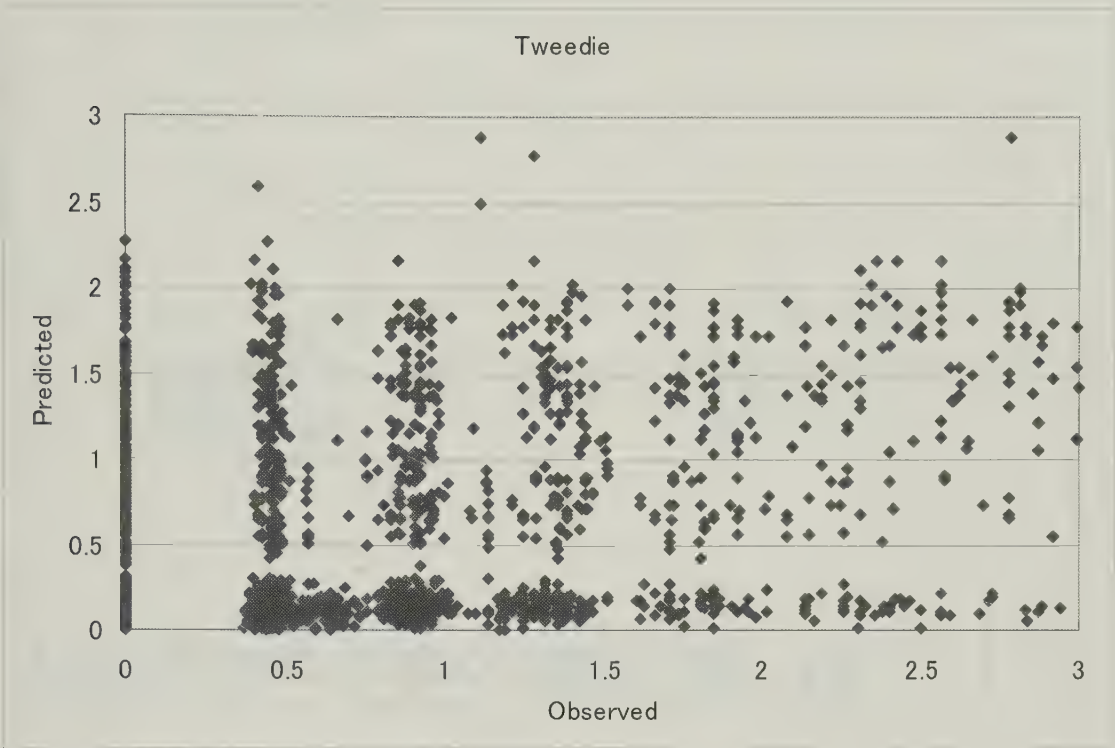


Fig. 5-13. Overall correlation plots of observed and predicted CPUE in the Tweedie model for silky shark.



Fig. 5-14. Overall correlation plots of observed and predicted CPUE in the Catch-NB model for silky shark.

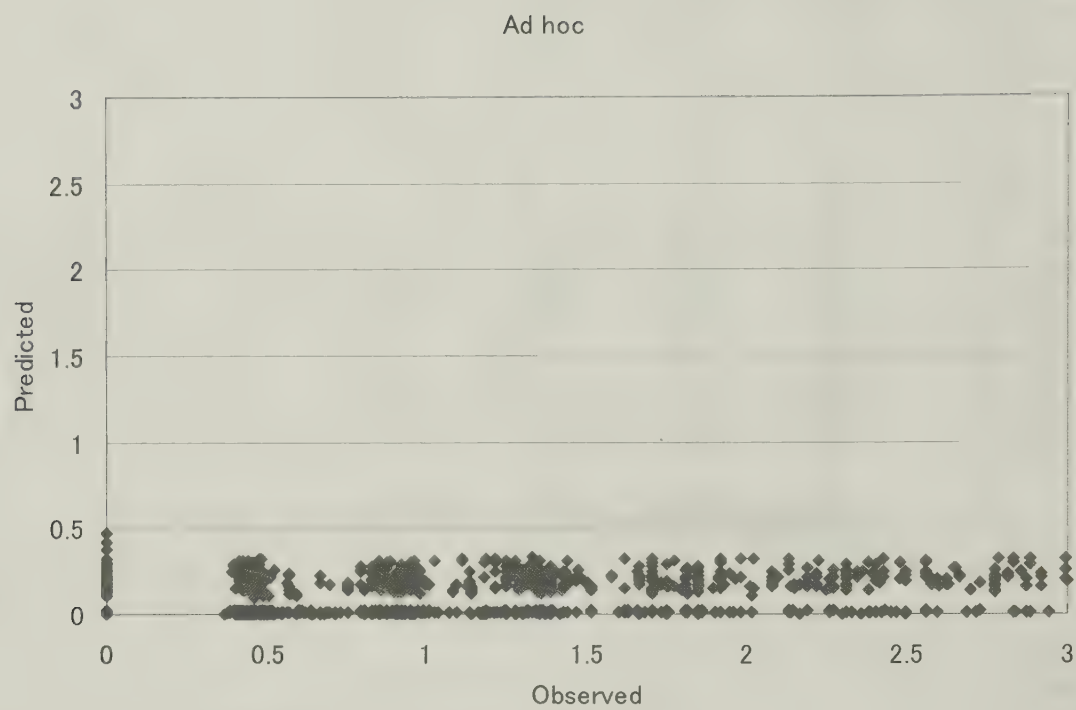


Fig. 5-15. Overall correlation plots of observed and predicted CPUE in the ad hoc method for silky shark.



Fig. 5-16. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the Tweedie model for silky shark in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.



Fig. 5-17. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the ad hoc method for silky shark in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.

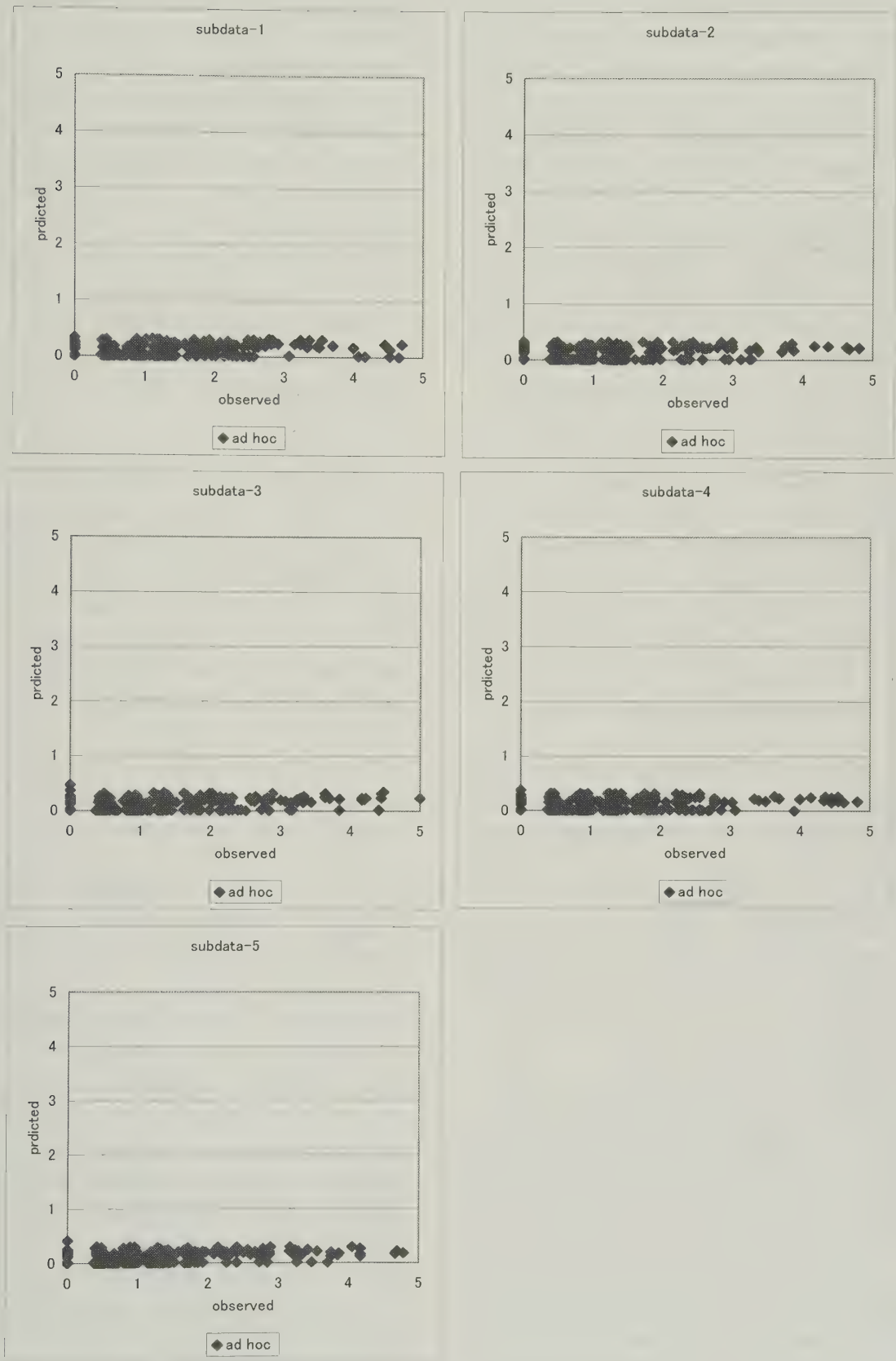


Fig. 5-18. Correlation plots of the observed and the predicted CPUE in the ad hoc method for silky shark in each sub-dataset used for 5-fold cross-validation.

モデルにおける標準化された Deviance 残差は Fig. 5-11 のようになる。これを見る限り、わずかではあるがマイナスの方向に偏っており、これはゼロ・キャッチをゼロでなく正の微量と予測してしまうケースが大半のために起こった現象であると考えられる。

そして、Type III の平方和に基づく LSMEANS (least squared means) による CPUE 年トレンドを計算したところ、Fig. 5-12 のようになった (平均 CPUE を 1 と仮定した相対値を表す)。3 つのモデル (Tweedie モデル、ad hoc な方法、Catch-NB モデル) における CPUE 年トレンドには明らかな違いが認められる。特に、全ての応答変数に微量を足し込む ad hoc な方法では全体的にフラットな感じであり、CPUE が減少傾向にある Tweedie モデルや Catch-NB モデル (この 2 つのモデルの年トレンドは良く似ている) と多少異なっている。

さらに、5-fold cross-validation の概要について述べる。前節と同様、ランダムに分割されたデータ・セットは Table 5-5 の通りであるが、表中で Base 以外の 5 つのケース (I-V) に関して “Rule” は Tweedie モデルもしくは ad hoc な方法でのパラメーター推定を行うために用いたデータを表し、“C.V.” は正解を故意に隠して cross-validation に使用するための教師無しデータを表している。

全体としてみた場合、すなわち上の I から V までの cross-validation の結果を繋ぎ合わせた場合の観測値と予測値の Pearson's 相関係数および平均二乗誤差 (MSE; mean squared error) は Table 5-6 の通りである。また、5 つのケース (I-V) 毎、すなわち正解を隠した 5-fold cross-validation におけるサブセット毎の相関係数および MSE の値は、Table 5-7 および Table 5-8 のようになる。いずれも、Tweedie モデルの方が他の方法に比べて良くなっており、相関係数は以下 Catch-NB モデル、ad hoc な方法の順 (サブセット毎に見た場合には Catch-NB モデルと ad hoc な方法との逆転有り)、MSE は以下 ad hoc な方法、Catch-NB モデルの順になっている。なお、3 つの候補モデルにおける観測値と予測値の相関プロットは、全体としては Fig. 5-13—Fig. 5-15 のようになり、それぞれのサブセット毎のプロットは Fig. 5-16—Fig. 5-18 のようになる。

これらの相関プロットおよび相関係数ないし MSE の表から判断すると、Tweedie モデルは全体的に多少予測値が観測値より小さくなる傾向があるが、相関係数が高く MSE の値も小さく、3 つの中では一番バランスが取れている。

Catch-NB モデルは、残差 (観測値—予測値) の符

号の偏りはあまり見られないが、観測値と予測値の差が比較的大きい。その結果 MSE の値が非常に大きくなっており、相関係数の値は ad hoc な方法に比べると少し高くなっている。

Ad hoc な方法では、観測値の大きさにかかわらずほとんど全ての CPUE を 0.5 以下と推定しており、大きなバイアスを持つ。すなわち、ゼロ・キャッチの割合が多い場合に、実用上はほとんど使用出来ないと考えるべきであろう。

MSE の値を見ると Catch-NB モデルより小さくなっているが、これは全体の 85% 近くを占めるゼロとなる観測データのほとんどを小さな正の値に予測しているゆえの現象であり、モデルの性能は Catch-NB と比較しても極端に悪い。

5-5. まとめ

第 5 章では、ゼロ・キャッチ問題と呼ばれる漁獲がゼロであるデータが含まれる場合に、CPUE の自然対数を取ったものを応答変数とする共分散分析モデルが使用出来ない問題について、詳細に議論した。Tweedie 分布と呼ばれる、確率過程の考え方を利用した、ゼロ・データを統一的に取り扱えるモデルを解析に使用したが、まぐろ漁業に関係する 2 つの実例例を通して Tweedie モデルとゼロ・キャッチ問題に対して利用されている既存の回避策との比較を行った。n-fold cross-validation と呼ばれるデータをランダムに n-分割し、そのうちの一つのサブセットを順番にわざと隠して予測する方法により精度評価を行ったところ、評価の指標としては観測値と 5-fold cross-validation から得られた予測値の Pearson's 相関係数および MSE (mean squared error: 平均二乗誤差) を用いたが、いずれの例においても両方の指標について Tweedie モデルのパフォーマンスが良くなること示された。なお、以下に各節毎の内容を要約する。

5-1 節では、ゼロ・キャッチ問題について記述し、現状で使用されている回避策である全ての応答変数に微量 (定数項) を足し込んだ上で共分散分析モデル (CPUE-LogNormal モデル) を利用する ad hoc な方法、離散変量である Catch を応答変数に設定して Poisson 誤差あるいは負の二項 (NB, negative binomial) 誤差を用いる Catch モデル (Catch-Poisson or catch-NB)、ゼロ・キャッチ率を二項分布による logit モデルや正規分布による probit モデル等を用いて推定し、非ゼロ部分に CPUE-LogNormal モデルもしくは Catch モデルを適用する Delta 型 2 段階モデル、2 段階モデルの 2 つの尤度関数を数珠繋ぎにしてパラメーターを同時推定する Zero-Inflated モデルについて紹介し、そ

それぞれのモデルの適用の現状、特徴、長所と短所などについて記述した。

5-2節では、ゼロ・データが統一的に取り扱い可能な、複合 Poisson 分布の概念の拡張でもある Tweedie 分布について、モデルの特徴や適用上の注意、モデルの持つ長所や短所、パラメーター推定の手順などについて簡潔に説明した。

5-3節では、この Tweedie モデルを日本のはえ縄商業船によるインド洋におけるキハダ資源の CPUE 標準化（漁獲量・努力量データ解析）に適用し、CPUE の年トレンド推定（要因分析）を行うとともに、ad hoc な方法（共分散分析モデル）との比較を行った。ゼロ・キャッチ率は10%強とそれほど高くはないが、まぐろ類は漁船がターゲットとして狙っていることもあり、極端な割合ではない。相関係数および MSE を指標とした5-fold cross-validation の結果、Tweedie モデルの精度は ad hoc なモデルのそれに比べて多少は高かったが、その差異はさほど大きくはなっていない。また両者の CPUE 年トレンドは多少の違いは見受けられるが、非常に良く似ている。これらの原因はゼロ・キャッチ率にあると考えられ、この例のようにゼロ・キャッチの割合がさほど高くない場合には Tweedie モデルの有意性が顕著に表れないとも考えられる。

このことから、ゼロ・キャッチ率がさほど高くない場合には、全ての応答変数に微量（定数項）を足し込む ad hoc な方法を適用しても、実用上大きな問題は生じない、と考えたこともあり、第3章（3-3節）のインド洋キハダの実例（3-3-1節）においても、この ad hoc な共分散分析モデルを使用している。

5-4節では、この Tweedie モデルを日本のはえ縄公庁船による北太平洋におけるクロトガリザメ資源の CPUE 標準化（漁獲量・努力量データ解析）に適用し、ad hoc な方法（共分散分析モデル）、および Catch-NegativeBinomial モデルとの比較を行った。ゼロ・キャッチ率は80%を超え非常に高くなっているが、サメ類は漁船がターゲットとしては狙っていない混獲種であり、漁獲回避が要請されている。相関係数および MSE を指標とした5-fold cross-validation の結果、Tweedie モデルの精度は ad hoc なモデルや Catch モデルのそれに比べてかなり高くなっている。2つの従来法の比較では、相関係数は Catch モデルの方が高く、MSE は ad hoc な方法が一見したところ優れている。しかし、この ad hoc な方法では殆ど全ての CPUE 予測値が0.5以下とかなり低くなっており、観測値と予測値の相関プロットから判断しても、バイ

アスが大きく精度も極端に低いと考えられる。CPUE 年トレンドは、Tweedie モデルと Catch-NB モデルとはかなり良く似ており全体的に減少傾向にあるのに対し、ad hoc モデルではフラットな感じになっており、違いが見受けられる。

この混獲種の例のように、ゼロ・キャッチの割合が高い場合には、Tweedie モデルのパフォーマンスが Catch モデルや ad hoc な方法のそれと比べて非常に優れており、今後の使用を推奨していきたい。一方で、全ての CPUE に定数項を足し込む ad hoc な共分散分析モデルは、予測値に極端なバイアスが生ずるため、計算が簡便なこともあり現状では非常に多く利用されているが、望ましいことではない、と考えている。

結論として、実用上は、ゼロ・キャッチ率が少ない場合には全ての応答変数に定数項を加えた ad hoc な方法でもやむを得ないが、ゼロ・キャッチ率が半分以上など、その割合が高い場合には Tweedie モデル（それが不可能な場合には代用としての Delta 型 2 段階モデルもしくは Zero-inflated モデル）を使用すべき、と考えている。その中間に位置する場合には Catch モデルを利用することも一案であるが、今後シミュレーションを含めた更なる検討が必要である。

第6章 結論：まとめと今後の課題

第6章は、本論文全体の結論部である。6-1節では、本研究で得られた知見について、まぐろ類を対象にした水産資源解析（CPUE 標準化）における問題解決の視点から、また（理論的な検討をも含めた上で）統計モデルやデータマイニング的なアプローチの CPUE 解析（社会問題・自然現象）への応用の観点からに大別して、系統的かつ具体的に整理する。6-2節では、本論文での研究成果を踏まえた今後の課題について、記述する。

6-1. 本研究で得られた知見

まず、CPUE 解析を水産資源解析における1つの重要な問題と捉えた場合、その主要な目的は、要因分析（年（Year）に関係する要因効果推定を通じた CPUE 年トレンドの抽出）であり、主に相対資源量の増減傾向の把握のため、及び資源の絶対量推定のためのモデルへのチューニング・インデックスとして、標準化された CPUE を利用することが多い。特に、後者の場合には使用する CPUE シリーズの年トレンドの微妙な差異が、資源評価モデルによる絶対量推定値の違いとなって表れることも多く（付録 B）、CPUE の解釈に当たっては、細心の注意が必要である。

本研究では、主に CPUE 年トレンド抽出に影響を与える原因と考えられる、以下の3つの問題について取り上げる。これらの問題は全て、CPUE 年トレンドの推定及びチューニング・インデックスとしての指標の信頼性のみならず、CPUE に影響を与えていると考えられる様々な説明要因の統計的なチェックの意味においても、極めて重要である。

- 1) 同一の統計モデルにおける、情報量規準や stepwise 検定を用いた説明要因（主効果および積の形で表現される2要因交互作用）の取捨選択（第3章）
- 2) 標準化された CPUE に相対的なエリア・サイズを掛け合わせて得られる、資源量指数の計算過程での CPUE 解釈の問題（第4章）
- 3) ゼロ・キャッチを含むモデル（ad hoc な方法、Catch モデル、Delta 型2段階モデル、Zero-Inflated モデル、Tweedie モデル）を比較する問題（第5章）

1)では、CPUE 標準化に多く用いられる共分散分析モデルを中心に、小標本の場合やパラメーター数の標本数に占める割合が大きい場合、大標本の場合、ネスト構造を持つモデルの場合などを取り上げて、実際の漁業データや仮想データを用いた様々な情報量規準（ネスト構造を持つモデルでは stepwise 検定も合わせて使用）によるモデル選択、すなわち説明変数の取捨選択を行い、異なった指標を利用することによって違ったモデルが選択され、ひいては抽出された CPUE 年トレンドの差異を生じることを説明した。ここでは、特に水産資源解析分野で広く用いられている情報量規準である AIC と、他の規準を使用した場合の CPUE 年トレンドの違いについて強調しておきたい。なお、この CPUE 年トレンド推定の問題は、この変数選択のみならず、2)、3)でも起こりうる。

2)では、ミナミマグロ資源における CPUE 解釈の問題、すなわち操業がない時空間の CPUE 予測の問題を取り上げて、ニューラルネットワークを利用して解析した。具体的には、過去から現在にかけて漁場が縮小しているミナミマグロ資源において、過去に漁獲があり現在操業がない時空間の CPUE の予測、つまり操業がないセルの CPUE と操業が行われたセルの CPUE の比（0 から 1 までの間の値を取る）の推定は、CPUE に相対面積指数を掛け合わせた資源量指数の計算にダイレクトに影響しており、抽出された CPUE 年トレンドの違いの一番の原因である欠測セルの CPUE を予測することは、極めて重要な問題である。ニューラルネットワークによる CPUE 予測値を元にして計算されたこの CPUE 比は経年変化がさほ

ど大きくなく、その値は0.8～1前後を推移している。これは、1998年から2000年にかけて局所的に行われた日本の調査漁獲における CPUE 比（年、季節、エリアは非常に局所的であるが0.7前後を記録）と比べてみても、極端な矛盾は見られない。以上の点から、ニューラルネットワークなどにより操業がない時空間における精度の高い CPUE 予測値を得る解析は、漁海況予測なども含め極めて広い適用範囲が想定され、調査コストの軽減や効率的な船の運行なども含めて、水産資源解析学やまぐろ漁業への実用上の貢献度が高いと考えられる。

3)では、まぐろはえ縄漁業で混獲されるサメ類などを想定し、ゼロ・キャッチを含む場合、特にその割合が高い場合の解析方法について詳細に議論した。具体的には、ゼロ・データを統一的に取り扱える確率過程の考え方を利用した Tweedie モデルを用いて、ゼロ・キャッチ率が10%程度と低い日本のはえ縄商業船によるインド洋キハダ資源の CPUE 解析、及びその割合が80%以上と高い日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロトガリザメ資源の CPUE 標準化を行い、従来法である ad hoc な共分散分析モデルや Catch Negative-Binomial モデルとの CPUE 年トレンドを比較した。その結果、前者のゼロ・キャッチ率が低いターゲット種のケースでは、年トレンドに極端な違いが見られなかったのに対し、後者のゼロ・キャッチ率が高い混獲種の場合には、Tweedie モデルから得られた CPUE の年トレンドは、他の方法、特に旧来多く使用されてきた ad hoc な方法とかなり異なる結果が得られたため、適用に当たっては注意が必要である。

次に、統計モデルやデータマイニング的なアプローチの CPUE への適用の視点から、そして統計学や情報科学の理論的な側面から、本研究で得られた成果について、整理・検証する。主要な3つの課題は、以下の a)～c)であり、前述の1)～3)を言い換えたものとも考えることも可能であるが、水産資源解析における実際問題への適用の観点からは、得られた CPUE 年トレンドの違いや結果の与える影響に重点を置くのに対し、この応用統計学的な観点からは、仮想データによる計算機シミュレーションおよび漁業データによるクロス・バリデーションを通じたモデルの精度評価やモデルの性能チェックに焦点を合わせている。

- a) 共分散分析モデルにおける、様々な情報量規準や stepwise 検定による計算機実験を通じたモデル（説明要因（変数）の組合せ）の性能チェック（第3章）
- b) ニューラルネットワークを利用したミナミマグロ資源の操業がないセルの CPUE 予測と簡

便な要因分析法（CPUE トレンド抽出法）の提案（第4章）

- c) ゼロ・キャッチを含むモデルにおける、Tweedie 分布モデルの精度評価、および従来の手法（ad hoc な方法・Catch モデル）との性能の比較（第5章）

a) では、CPUE 標準化に多く用いられる CPUE-LogNormal モデル（共分散分析モデル）を取り上げて、小標本の場合やパラメーター数の標本数に占める割合が大きい場合、大標本の場合、ネスト構造を持つモデルの場合、正規混合分布モデルの場合など幾つかのケースにおいて、複数の候補となるモデル（説明要因（変数）の組合せ）の中から定めた真のモデルから乱数を発生させ、正しいモデルを選ぶという選択パフォーマンスを通じて、AIC をはじめとする様々な情報量規準、および F 検定に代表される stepwise 検定の性能評価を行った。

第3章で得られた主な結果は、理論的な検証も含めると、以下のようになる。

- i) 小標本の場合やパラメーター数の標本数に占める割合が大きい場合には、水産資源解析で広く利用されている AIC (Akaike's information criterion) はパラメーター数の多い複雑なモデルを選択しがちであり、AIC に有限修正を施した情報量規準である c-AIC (finite correction of Akaike's information criterion) の選択パフォーマンスが、AIC のそれに比べて優れていることを2元配置分散分析型の計算機シミュレーションにより示した。
- ii) 大標本の場合にも、AIC が複雑なモデルを選びがちであることを例示し、一致性と呼ばれる漸近的に望ましい性質を持つ情報量規準である BIC, HQ, CAIC の真のモデルを選ぶ選択パフォーマンスが、AIC のそれと比較して全体的に高くなることを回帰分析型シミュレーションにより実証した。ただし、説明変数間の相関が高い場合、すなわち多重共線性を持つ場合には AIC の性能が一致性を持つ情報量規準のそれよりも良くなるケースが存在する。
- iii) 大標本の場合に一致性を持つ情報量規準である HQ において、2 より大きい任意定数と定め方の自由度が高い定数項 c を 2.01 ないし 2.71（または 3.59）とおくことの妥当性を情報量規準間のペナルティ項の大きさの grid search などによる評価を通じて示し、 $c = 2^k [\log(n) / \{\log(\log(n))\} - 2]$ ($0 < k < 1$) の形で $k=0.05$ ないしは 0.1 程度の微量に設定する方法の性能が良

いことを、回帰分析型のシミュレーション実験により示した。

- iv) ネスト構造を持つモデルにおいて、真のモデルが候補となるモデルを含まない場合に AIC が持つ偏りを修正した、AIC の精密評価でもあり性能が良いと言われてきた情報量規準 TIC (Takeuchi's information criterion: 竹内情報量規準) が、実はある種の一般化線形モデル（連結関数が恒等写像かつ正規誤差を持つ場合）には AIC と同等になることを、分散分析モデルにおける TIC の導出および理論的な検証から導き、TIC の選択パフォーマンスが AIC のそれとほぼ同等であるという分散分析型シミュレーションの結果と合わせて、このような場合に計算の複雑な TIC を取って使用する必要がないことを示した。
- v) ネスト構造を持つモデルにおいて情報量規準と並んで使用可能な stepwise 検定について、検定のパスによって最終的なモデル選択結果が異なることを示し、その場合の判断基準（検定結果の解釈）について、2通りの方法を提示した。また、分散分析型のシミュレーションを通じて F 検定に代表される stepwise 検定と AIC や BIC などの代表的な情報量規準との比較を行い、全体としては BIC の選択パフォーマンスがわずかながら優れていること、及び検定の有意水準を小さく設定した場合にはパラメーター数の少ない単純なモデルが選択されがちであることを示した。なお、共分散分析モデルにおける情報量規準 AIC と stepwise な F 検定との理論的な比較検討も行った。
- vi) 体長組成データの年齢分解などに使用される正規混合分布モデルにおいて、カイ二乗検定が理論的に使用出来ないこと、および AIC や BIC などを含む罰金付き最尤法が實際上適用可能なこと、具体的には、コンポーネント数を過大推定する可能性はあるが、漸近的に過小推定することはないという片方からの一致性が成立することを説明し、コンポーネント数および各正規分布のパラメーター推定のためのシミュレーションを通じて、AIC や BIC の情報量規準、特に Dirichlet 事前分布を仮定した Bayes 型情報量規準の選択パフォーマンスが、コンポーネント数を正しく推定するという意味において高くなることを実証した。

第4章および第5章では、ニューラルネットワークと Tweedie モデルを使用して、それぞれミナミマ

グロ資源の操業がない時空間の CPUE 予測と簡便な要因分析法の提案、およびゼロ・キャッチを含む場合の従来法である ad hoc な方法や Catch モデルとの比較も含めたモデルの精度評価を行ったが、ここでは計算機シミュレーション実験ではなく実際の漁業データのみを利用しているため、モデルの性能チェックに n-fold cross-validation を使用し、その尺度としては観測値と予測値の相関係数、相関プロット、絶対誤差、平均二乗誤差 (MSE: mean squared error) などを利用した

b) では、ミナミマグロ資源を題材とした教師付きニューラルネットワークによる CPUE の予測性能が、全く同じ条件での解析である MCMC 法に基づく EM algorithm によるそれよりも格段に高いことを示し、この CPUE 予測値を元に算出された CPUE 年トレンドが、一般化線形モデル (共分散分析モデル) によるそれと比較的似ていることを例示した。この過程では、今回提示したニューラルネットワークによる予測値に基づく簡便な要因分析手法を使用しており、その妥当性の 1 つの傍証になっていると考えられる。

c) では、ゼロ・キャッチの割合が少ない場合に対応する日本のはえ縄商業船によるインド洋キハダ資源の CPUE 解析、およびゼロ・キャッチ率が高い場合に該当する日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロトガリザメ資源の CPUE 標準化を通じて、Tweedie モデルと全ての CPUE に定数項を加える ad hoc な方法、離散変数である漁獲量を応答変数にした Catch Negative-Binomial モデルとの比較をクロス・バリデーションにより行った。その結果、ゼロ・キャッチ率が低い場合には Tweedie モデルの有意性が顕著に表れず、ad hoc な方法を使用しても実用上さほど問題が生じないと考えられる一方、ゼロ・キャッチの割合が高い場合には、Tweedie モデルの精度が他に比べて非常に高くなり使用が推奨されるが、ad hoc な方法では観測値の大きさにかかわらず予測値が極端に小さくなることもあり、バイアスの大きさを鑑みると、このような事例に適用すべきでないと思われる。

6-2. 今後の研究課題

最後に、これらの研究成果を踏まえた今後の課題や問題点について、水産資源学、応用統計学といった視点を分けずに整理し、列挙する。

まず、情報量規準と stepwise 検定を中心にした、同一の統計モデルにおける説明変数の取捨選択については、使用した仮定や条件に関する一般性・普遍性の担保が最大の課題である。Catch-Poisson モデルや Catch Negative-Binomial モデルなどの一般化線形モ

デル (GLM: generalized linear model) によるシミュレーションも含め、今回取り上げられなかった予測誤差最小の観点からの計算機実験にも取り組んで行きたい。CPUE データの特性として、観測誤差が一定ではなく絶対値に比例していると考えられるために、共分散分析モデルにおいては正規誤差ではなく対数正規誤差の仮定を出発点としたが、その妥当性を検証する意味も含めて、Box-Cox 変換などによる尤度の比較も行っていきたい。そして、Kalman-filter などに代表される状態空間モデルを用いた CPUE の時系列解析の適用も、合わせて視野に入れていきたい。

また、ニューラルネットワークや Tweedie 分布モデルの漁業データへの適用を通じたクロス・バリデーションによるモデルの精度評価、性能チェックでは、検証に用いる指標の検討、すなわち観測値と予測値の Pearson's 相関係数や平均二乗誤差 (MSE: mean squared error)、絶対誤差などの妥当性に関する議論や、これらに代わる指標の開発が急務である。さらに、n-fold cross-validation においては、多く用いられるランダム分割ではなく、系統的な誤差を持つ場合のシミュレーション実験も必要であろう。

なお、各々の手法に目を向けた場合には、ニューラルネットワークでは要因分析手法の検討、特に連続変数の取り扱い方法やカテゴリカル変数における添字の加工方法 (総和を取るべきか、平均を取るべきか等) に議論の余地があり、Tweedie モデルのゼロ・キャッチデータへの適用に関しては、Delta 型 2 段階モデルもしくは Zero-inflated モデルを含めた比較や計算機シミュレーションを通じた検証が必要である、と思われる。

以上のような問題点が、本研究を通じて得られた今後の研究課題となる。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、終始懇切丁寧な御指導御鞭撻を賜りました筑波大学社会学系教授椿広計博士に心から厚く御礼申し上げる。また、本論文の御校閲を頂いた同教授吉田健一博士、同講師佐藤忠彦博士、匿名の予備審査委員の先生方に深く感謝の意を表す。さらに、本研究を遂行するにあたり数々の有益なご助言を頂いた東京大学海洋研究所助教授平松一彦博士、筑波大学数学系教授赤平昌文博士、元東京大学海洋研究所教授故松宮義晴博士、東京海洋大学海洋科学部教授山田作太郎博士、同準教授田中栄次博士、同助教北門利英博士、統計数理研究所教授江口真透博士、同準教授南美穂子博士、東京医科歯科大学準教授

吉岡耕一博士（現国士舘大学教授）、日本鯨類研究所
袴田高志氏、遠洋水産研究所元浮魚資源部長鈴木治郎
博士、同温帯性まぐろ資源部長宮部尚純氏、同数理解
析研究室長余川浩太郎氏、同数理解析研究室竹内幸夫
氏、市野川桃子博士、小国奈津子氏、同鯨類管理研究
室岡村寛博士、同国際海洋資源研究員西田勤博士、同
熱帯性まぐろ研究室長岡本浩明博士、同温帯性まぐろ
研究室高橋紀夫博士、伊藤智幸博士、黒田啓行博士、
同混獲生物研究室長清田雅史博士、同混獲生物研究室
松永浩昌氏、同熱帯性まぐろ資源部長本多仁博士、同
図書室近藤禮子氏に厚く御礼申し上げる。

参考文献

- Akaike H., 1973: Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *2nd International Symposium on Information Theory*. (ed. by Petrov, B. N., and Csaki, F.), Akademiai Kiado, Budapest, 267-281.
- 青木一郎、小松輝久、1992：ニューラルネットワークによるマイワシ未成魚漁獲量の予測、水産海洋研究, **56**, 113-120.
- 麻生英樹、1988: ニューラルネットワーク情報処理 産業図書, 198 pp.
- 麻生英樹、津田宏治、村田 昇、2003: パターン認識と学習の統計学、岩波書店, 225 pp.
- Badcock E. A. and Mcallister M. M., 2001: Bayesian generalized linear models for standardization catch rate indices of abundance, ICCAT/SCRS/01/43, 29 pp.
- Bayler P. B., 1993: Quasi-likelihood estimation of marked fish recapture. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science*, **50**, 2077-2085.
- Bedrick E. J. and Tsai C. L., 1994: Model selection for multivariate regression in small samples. *Biometrics*, **50**, 226-231
- Berry M. J. A. and Linoff G., 1997: Data mining techniques: for marketing, sales, and customer support, John Wiley and Sons, New York, 454 pp.
- Bollen K. A., 1989: Structural equations with latent variables, John Wiley and Sons, New York. 528 pp.
- Bozdogan H., 1987: Model selection and Akaike's information criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, **52** (3), 345-370.
- Breiman L. J. Friedman R. A. Olshen R. A. and Stone C. J., 1983: Classification and regression trees, Wadsworth International Group, Belmont, California, 368 pp.
- Broomhead D. S. and Lowe D., 1988: Multivariable functional interpolation and adaptive networks. *Complex Systems*, **2**, 321-355.
- Burnham K. P. and Anderson D. R., 1998: Model selection and inference: A practical information-Theoretic approach-, Springer, New York, 353 pp.
- Chernoff H. 1954: On the distribution of the likelihood ratio. *Annals of Mathematical Statistics*., **25**, 573-578.
- CCSBT, 1998: Report of the first meeting of the scientific assessment group (SAG), 41 pp.
- Chen D. G. and Ware D. M., 1999: A neural network model for forecasting fish stock recruitment. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science*, **56**, 2385-2396.
- Cleveland W. S. and Grosse E., 1991: Computational methods for local regression. *Statistics and Computing*, **1**, 47-62.
- Dobson A. J., 1990: An introduction to generalized linear models, Chapman and Hall, London, 174 pp.
- Edwards D., 2000: Introduction to graphical modeling (2nd edition), Springer, New York, 333 pp.
- Eguchi S., and Yoshioka K., 2001: Maximum penalized likelihood estimation of finite mixture with a structural model. Research memorandum, *The Institute of Statistical Mathematics*, **809**, 30pp.
- Fahrmeir L. Tutz G. and Fahrmeir L., 2001: Multivariate statistical modeling based on generalized linear models (2nd edition), Springer, New York, 517 pp.
- Gavaris S., 1980: Use of a multiplicative model to estimated catch rate and effort from commercial data. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science*, **37**, 2272-2275.
- Gavaris S., 1988: An adaptive framework for the estimation of population size, CAFSAC Research Document, 88/12, 12 pp.
- Hannan E. J. and Quinn B. G., 1979: The determination of the order of autoregression. *J. Royal Statist. Soc. Ser. B*, **41**, 190-195.

- Haralabous J. and Georgakarakos S., 1996: Artificial neural networks as a tool for species identification of fish schools. *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 173-180.
- Hartigan J. A., 1975: Clustering algorithms, John Wiley and Sons, New York, 352 pp.
- Hastie T. and Tibshirani R., 1990: Generalized Additive Models, Chapman and Hall, London, 335 pp.
- Hastie T. Tibshirani R. and Friedman J., 2001: The elements of statistical learning: Data mining, inference and prediction, Springer, New York, 533 pp.
- Haykin S., 1994: Neural networks: A comprehensive foundation, Macmillan, New York, 750 pp.
- Hilborn R. and Walters C. L., 1992: Quantitative fisheries stock assessment. Chapman and Hall, 570pp.
- 平松一彦, 1995: 統計モデルによる CPUE 標準化. 漁業資源研究会議北日本底魚部会報, **28**, 87-97.
- Hinton M. G. and Nakano H., 1996: Standardizing catch and effort statistics using physiological, ecological, or behavioral constraints and environmental data, with an application to blue marlin (*Makaira Nigricans*) catch and effort data from Japanese longline fisheries in the Pacific. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, **21** (4), 171-200.
- Hurvich C. M. and Tsai C. L., 1989: Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, **76**, 297-307.
- Hurvich C. M. and Tsai C. L., 1991: Bias of the corrected AIC criterion for underfitted regression and time series models. *Biometrika*, **78**, 499-509
- ICCAT, 1997: Report of the bluefin tuna methodology session. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Coll. Vo. Sci. Pap. Vol. XL VI (1), 187-201.
- Jensen F. V., 2001: Bayesian networks and decision graphs, Springer, New York, 268 pp.
- Jorgensen B, 1997: *The theory of dispersion models*, Chapman and Hall, London, 237 pp.
- 狩野 裕, 三浦麻子, 2002: AMOS, EQS, CALIS によるグラフィカル多変量解析 (増補版): 目で見る共分散構造分析, 現代数学社, 293 pp.
- Kass G. V., 1980: An exploratory technique for investigating large quantities of categorical data. *Applied Statistics* **29**, 119-127.
- Kiso K., Akamine T., Ohnishi S., and Matsumiya Y., 1992 : Mathematical examinations of the growth of sea-run and fluvial forms of female masu salmon *Oncorhynchus masou* in rivers of the southern Sanriku district, Honshu, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 1779-1784.
- Kohonen, T., 1989: Self-Organization and Associative Memory (3rd edition), Springer, Berlin, 368 pp.
- Lambert D., 1992: Zero-Inflated Poisson regression, with an application to defects in manufacturing. *Technometrics*, **34** (1), 1-14.
- Leroux B., 1992: Consistent estimation of a mixture distribution. *Annals of statistics*, **20**, 1350-1360.
- Large P A., 1992: Use of a multiplicative model to estimate relative abundance from commercial CPUE data. *ICES Journal of Marine Science*, **49**, 253-261
- Little R. C. Milliken G. A. Stroup W. W. and Wolfinger R. D., 1996: SAS system for mixed models, SAS Institute Inc., USA, 633 pp.
- Little R. J. A. and Rubin D. B., 2002: Statistical analysis with missing data (2nd edition), John Wiley and Sons, New York, 381pp.
- Lo N. C. L. D. Jacobson L. D. and Squire J. L., 1992: Indices of relative abundance from fish spotter data based on Delta-Lognormal models. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science*, **49**, 2515-2526.
- Matsunaga H., Shono H., and Yokawa K., 2002: Standardization of CPUE of Pacific bluefin tuna caught by Japanese distant-water and offshore longliners in the spawning ground from 1953-2000. ISC-BFT-WG/02/Doc.11, 7 pp.
- McCullagh P. and Nelder J. A., 1989: Generalized linear models (2nd edition), Chapman and Hall, London, 511 pp.
- 宮川雅巳, 1997: グラフィカルモデリング, 朝倉書店, 177 pp.
- Miyashita T., Shono H., and Okamura H., 2001: GLM analysis of the JSV data for the Antarctic minke whale. IWC-SC/53/IA15, 11 pp.
- Neath A. A., and Cavanaugh J. E., 1997: Regression and time series model selection using variants of the Schwarz information criterion. *Commun. Statist.-Theory. Meth.*, **26** (3), 559-580.

- 能勢幸雄, 石井丈夫, 清水 誠, 1988 : 水産資源学, 東京大学出版会, 217 pp.
- O'Brien C. M. B. Kell L. T. Santiago J. and V. Ortiz de Zarate., 1997: The use of generalized linear models for the modeling of catch-effort series. II: Application to north Atlantic albacore surface fishery. ICCAT/SCRS/97/49, 14 pp.
- Okamoto H., Satoh K., Shono H., and Miyabe N., 2003: Standardized Japanese longline CPUE for yellowfin tuna in the Atlantic Ocean up to 2001. ICCAT/SCRS/2003/056, 24 pp.
- 大滝 厚, 堀江宥治, Dan Steinberg, 1998: 応用2進木解析法, 日科技連, 273 pp.
- Pella J. J. and Tomlinson P. K., 1969: A generalize stock production model. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, **13**, 421-496.
- Quinlan J. R., 1993: C4.5: Programs for machine learning, Morgan Kaufmann, San Mateo, 302 pp.
- Quinn T. J. and Deriso R. B., 1999: Quantitative fish dynamics, Oxford, New York, 542 pp.
- Reed W. J., 1996: Analyzing catch-effort data allowing for randomness in the catching process. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science*, **43**, 174-186.
- Repley B. D., 1994: Neural networks and flexible regression and discrimination. *Advances in Applied Statistics*, Supplement to Journal of Applied Statistics, **21**, 39-57.
- Ridout M. Hinde J. and Demetrio G. G. B., 2001: A score test for testing a zero-inflated Poisson regression model against zero inflated negative binomial alternatives. *Biomaterics*, **57**, 219-223.
- Rissanen J., 1983: A universal prior for integers and estimation by minimum description length. *Ann. of Statist.*, **11**, 416-431.
- Robson D. S., 1966: Estimation of the relative fishing power of individual ships. *Research Bulletin, International Commission for the North-west Atlantic Fisheries*, **3**, 5-14.
- Rumelhart D. E. McClelland J. L. and PDP Research Group, 1986: Learning internal representation by error propagation. *Parallel Distributed Processing: Explorations in the Microstructures of Cognition*, **1**, MIT Press, Cambridge, 318-362.
- Russell E. S., 1931: Some theoretical consideration on the "overfishing" problem. *Journal du conseil / Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*. **6** (1), 3-20.
- 坂本慶行, 石黒真木夫, 北川源四郎, 1983: 情報量統計学, 共立出版, 236pp.
- 櫻井茂明, 1998 : ファジィ帰納学習による数値予測規則の学習. 電気学会論文誌, **C118** (9), 1369-1375.
- 櫻田玲子, 2005 : VPA を用いたインド洋キハダの資源量推定に関する研究, 東京海洋大学海洋科学部資源管理学科平成17年度卒業論文, 66pp.
- 佐藤整尚, 1996: 統計モデルとしてのニューラルネットワーク, 統計数理, **44** (1), 85-98.
- Schwarz G., 1978: Estimating the dimension of a model. *Ann. Statist.*, **6**, 461-464.
- Searle S. R. Casella G. and McCulloch C. E., 1992: *Variance components*. John Wiley and Sons, New York, 501 pp.
- Shono H., 2000: Efficiency of finite correction of Akaike's information criteria. *Fisheries Science*, **66** (3), 608-610.
- Shono H., 2001: Comparison of statistical models for CPUE standardization by information criteria - Poisson model vs. Log-normal model -, IOTC-WPM/01/1, 12 pp.
- Shono H., 2002: Attempts for estimation of standardized CPUE by tree-regression models and neural networks. CCSBT-ESC/0209/38, 18 pp.
- Shono H., 2004: Attempts for multiple imputation of SBT CPUE by new statistical method. CCSBT-ESC/0409/43, 10 pp.
- Shono H., 2005: Is model selection using Akaike's information criterion appropriate for CPUE standardization in large samples? *Fisheries Science*, **71** (5), 976-984.
- Shono, H., 2008?: Application of the Tweedie distribution to zero-catch data in CPUE analysis. *Fisheries Research*, (To appear)
- Shono H., and Ogura M., 1999: The standardized skipjack CPUE including the effect of searching devices, of the Japanese distant water pole and line fishery in the Western Central Pacific Ocean. ICCAT-SCRS/99/59, 18 pp.
- Shono H., and Ogura M., 2000: The standardized albacore CPUE of the Japanese distant water pole and line fishery, including the effect of searching devices. NPALB/00/8, 9 pp.

- Shono H., Matsumoto T., Ogura M., and Miyabe N., 2000: Preliminary analysis of effect of fishing gears on catch rate for the Japanese purse seine fishery. SPC-SCTB13/WP/RG-3, 13 pp.
- Shono H., Tsuji S., Takahashi N., and Itoh T., 2001: Preliminary analysis for CPUE standardization and area stratification by tree-regression models. CCSBT-SC/0108/30, 17 pp.
- Shono H., Okamoto H., and Nishida T., 2002: Standardized CPUE for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) resources in the Indian Ocean by generalized linear models (GLM) (1960-2000). IOTC/WPTT/02/12, 12 pp.
- Shono H., Okamoto H., and Nishida T., 2005: Standardized CPUE for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) resources in the Indian Ocean up to 2003 by Generalized Linear Models (GLM) (1960-2003). IOTC-2005-WPTT-15, 16pp.
- 庄野 宏, 2000: 情報量規準とステップワイズ検定の比較と水産資源解析への応用. 遠洋水産研究所報告, **37**, 1-8.
- 庄野 宏, 2001: 情報量規準 TIC と c-AIC によるモデル選択の有効性. 遠洋水産研究所報告, **38**, 21-28.
- 庄野 宏, 2004: CPUE 標準化に用いられる統計学的アプローチに関する総説. 水産海洋研究, **68** (2), 106-120.
- 庄野 宏, 2006: モデル選択手法の水産資源解析への応用, 一情報量規準とステップワイズ検定の取り扱い一. 計量生物学, **27** (1), 55-67.
- 庄野 宏, 椿 広計, 2006: ニューラルネットワークによる水産資源解析. 一CPUE 予測と要因分析の試み一. 計量生物学, **27** (1), 35-53.
- Simonoff J. S., 1998: Smoothing methods in statistics. Springer, New York, 338 pp.
- Smith M., 1996: Neural networks for statistical modeling. International Thomson Computer Press, Boston, 256 pp.
- Soto M., Moron J., and Pallares P., 2000: Standardized catch rates for yellowfin (*Thunnus albacares*) from the Spanish purse seine fleet (1984-1995). IOTC-WPTT/00/04, 15 pp.
- Soto M., Pallares P., Gaertner D., Delgado deMolina, Fonteneau A., and Ariz Y. J., 2002: Standardization of tropical purse seine fishing effort by generalized linear model (GLM). IOTC-WPTT/02/26, 15 pp.
- Stefansson G., 1996: Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 577-588.
- Sugiura N., 1978: Further analysis of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections. *Commun. Statist.-Theory. Meth.*, **7** (1), 13-26.
- Takahashi N., Tsuji S., Itoh T., and Shono H., 2001: Abundance indices of southern bluefin tuna based on the Japanese longline fisheries data, 1969-2000, along the interim approach agreed for the 2001 stock assessment. CCSBT-SC/0108/28, 39 pp.
- 高橋行雄, 大橋靖雄, 芳賀敏郎, 1989: SAS による実験データの解析, 367 pp.
- 竹内 啓, 1976: 情報統計量の分布とモデルの適切さの規準. 数理科学, **153**, 12-18.
- 竹澤邦夫, 1999: バギング樹形モデルを用いたモデル合成. システム農学, **15** (1), 1-8.
- 竹澤邦夫, 2001: みんなのためのノンパラメトリック回帰, 吉岡書店, 560 pp.
- 寺野隆雄, 2002: データマイニングの展望. 計測と制御, **41** (5), 315-324.
- Toscas P. and Thomas M., 1998: Spatial analysis of southern bluefin tuna catch per unit effort data: A best linear unbiased predictor approach. CCSBT-SC/9807/10, 33 pp.
- 豊田秀樹, 1998a: 共分散構造分析 [入門編], 朝倉書店, 319 pp.
- 豊田秀樹, 1998b: 非線形多変量解析, 朝倉書店, 325 pp.
- 豊田秀樹, 2000: 共分散構造分析 [応用編], 朝倉書店, 303 pp.
- 豊田秀樹, 2003: 共分散構造分析 [技術編], 朝倉書店, 238 pp.
- 椿 広計, 1988: 一般化線形模型の問題点と疑似尤度の一般化. 応用統計学, **17** (1), 1-12.
- Tsukimoto H., 2000: Extracting rules from trained neural networks. *IEEE Transactions on Neural networks*, **11** (2), 377-389.
- 月本 洋, 森田千絵, 2000: 予測モデルからのルール抽出, 「発見科学とデータマイニング」, 共立出版, 24-33.
- Tukey J. W., 1977: Exploratory data analysis. Addison Wesley, Reading, Mass.
- Tweedie M. C. K., 1984: An index which distinguishes

- between some important exponential families. In *Statistics: Applications and New Directions. Proceedings of the Indian Statistical Institute Golden Jubilee International Conference.* (ed. by Ghosh J. K. and Roy J.), Calcutta: Indian Statistical Institute, 579-604.
- 内田 治, 2002: 例解データマイニング入門, 日本経済新聞社, 214 pp.
- Vapnik V., 1998: *Statistical learning theory*, John Wiley & Sons, New York, 736 pp.
- Verbeke G. and Molenberghs G., 1997: *Linear mixed models in practice — A SAS oriented approach —*, Springer, New York, 306 pp.
- Venables W. N. and Toscas P. J., 2002: Estimating a CPUE series for southern bluefin tuna using enhanced tree-based modeling methods. *CCSBT-ESC/0209/31*, 24 pp.
- Watters G. and Deriso R., 2000: Catch per unit of effort of bigeye tuna: a new analysis with regression tree and simulated annealing. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, **21** (8), 531-571.
- Wedderburn R. W. M., 1974: Quasi-likelihood functions, generalized linear models, and the Gauss-Newton method. *Biometrika*, **61**, 439-447.
- Whittaker E., 1923: On a new method of graduation. *Proceedings of the Edinburgh Mathematics Society*, **41**, 63-75.
- Wise B., Bugg A., Shono H., Barry S., Nishida T., Barratt D., and Kalish J., 2002: Standardization of Japanese longline catch rates for yellowfin tuna in the Indian Ocean using GAM analyses. *IOTC-WPTT/02/11*, 15 pp.
- Witten I. H. and Frank E., 2000: *Data mining: Practical machine learning tools and techniques with JAVA implementations*. Morgan Kaufman, 371 pp.
- 山田作太郎, 田中栄次, 1999: *水産資源解析学*, 成山堂書店, 151 pp.
- Yokawa K., and Shono H., 2000: Preliminary stock assessment of swordfish (*Xiphias gladius*) in the Indian Ocean. *IOTC-WPB-00-02*, 5 pp.
- Yokawa K., Okazaki M., Okamura H., Matsumoto T., Uozumi Y., and Saito H., 2002: An estimation of effective fishing effort of Japanese longliners on the Atlantic blue marlin, *Makaira Nigricans*, in the Atlantic Ocean. *Handbook and Abstract of Third International Billfish Symposium*, 25.
- 吉富康成, 2002: *ニューラルネットワーク*, 朝倉書店, 174 pp.

付録 A. 分散分析モデルにおける TIC の導出ならびに AIC との比較

AIC の有限修正の場合と比較すると TIC のペナルティ項は複雑な形をしており、理論上は計算可能であるが実際には厄介なことが多い。そこで、付録 A では論文中の仮想例やシミュレーション実験で仮定したような正規誤差を持つ 2 元配置分散分析モデル（分散分析モデルは CPUE 標準化に良く用いられる）を用いて TIC の導出および理論的な側面から AIC との比較を行った（庄野, 2001）。

まず、Table A-1 のような 2 元配置分散分析モデルを考える。標本数 n ，パラメーター数 p ($n > p$)，及び n/p の全てが整数であるとし、式 (A.1) のような要因を含むモデルを仮定する。実際には、

Log (CPUE) = (Intercept) + (Year) + (Area) +
(Error), Error ~ N (0, σ^2)

(A.0)

の形の分散分析型モデルで (Area) の主効果が認められないものと仮定することとする。

Log (CPUE) = (Intercept) + (Year) + (Error),
Error ~ N (0, σ^2)

(A.1)

このとき、未知パラメーターベクトル $\Theta := (\mu, \sigma^2)$ ， $\mu = (\mu_1, \dots, \mu_p)$ に対する対数尤度関数 l はその確率密度関数 f を書き下すことによって (A.2) 式のように表現される。

$$l(\Theta | Y) = \sum_{i=1}^n \log f(y_i | \mu, \sigma^2)$$
$$= -\frac{n}{2} \log 2\pi - \frac{n}{2} \log \sigma^2$$
$$- \frac{1}{2\sigma^2} \{ (y_1 - \mu_1)^2 + \dots + (y_{\frac{n}{p}} - \mu_1)^2$$
$$+ (y_{\frac{n}{p}+1} - \mu_2)^2 + \dots + (y_{2\frac{n}{p}} - \mu_2)^2$$
$$+ \dots$$
$$+ (y_{(p-1)\frac{n}{p}+1} - \mu_p)^2 + \dots + (y_n - \mu_p)^2 \}$$

(A.2)

そして、以後は計算の簡略化のために (A.2) 式の $\{ \}$ の中身を $\star$ とおく。すなわち、

$$\star = (y_1 - \mu_1)^2 + \dots + (y_{\frac{n}{p}} - \mu_1)^2$$
$$+ (y_{\frac{n}{p}+1} - \mu_2)^2 + \dots + (y_{2\frac{n}{p}} - \mu_2)^2$$
$$+ \dots$$
$$+ (y_{(p-1)\frac{n}{p}+1} - \mu_p)^2 + \dots + (y_n - \mu_p)^2$$

(A.3)

である。

このとき、 $j=1, \dots, p$ に対して

$$\frac{\partial l}{\partial \mu_j} = \frac{1}{\sigma^2} \sum_{k=(j-1)n/p+1}^{j*n/p} (y_k - \mu_j),$$
$$\frac{\partial^2 l}{\partial \mu_j^2} = -\frac{1}{\sigma^2} \frac{n}{p},$$
$$\frac{\partial^2 l}{\partial \mu_i \partial \mu_j} = 0 \ (i \neq j),$$
$$\frac{\partial^2 l}{\partial \mu_j \partial \sigma^2} = -\frac{1}{\sigma^4} \sum_{k=(j-1)n/p+1}^{j*n/p} (y_k - \mu_j),$$

(A.4)

となることと

$$\frac{\partial l}{\partial \sigma^2} = \frac{1}{2\sigma^4} \{ \star \} - \frac{n}{2\sigma^2},$$
$$\frac{\partial^2 l}{\partial (\sigma^2)^2} = -\frac{1}{\sigma^6} \{ \star \} + \frac{n}{2\sigma^4}$$

(A.5)

より、また (A.6) 式の仮定

$$E[(y_k - \mu_j)] = 0, E[(y_k - \mu_j)^2] = \sigma^2 \ (k = (j-1)*n/p+1,$$
$$\dots, j*n/p)$$

(A.6)

を用いると

$$E\left[\frac{\partial^2 l}{\partial \mu_j^2}\right] = -\frac{1}{\sigma^2} \frac{n}{p},$$
$$E\left[\frac{\partial^2 l}{\partial \mu_i \partial \mu_j}\right] = 0 \ (i \neq j),$$
$$E\left[\frac{\partial^2 l}{\partial (\sigma^2)^2}\right] = -\frac{1}{\sigma^6} E[\{ \star \}] + \frac{n}{2\sigma^4} = -\frac{n}{2\sigma^4}$$

(A.7)

Table A-1. ANOVA model (corresponding to CPUE standardization) for TIC derivation

Area	1	2	⋮	⋮	⋮	n/p	Parameter
Year-1	Y(1)	Y(2)	⋮	⋮	⋮	Y(n/p)	u(1)
Year-2	Y(n/p+1)	Y(n/p+2)	⋮	⋮	⋮	Y(2n/p)	u(2)
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
Year-p	Y((p-1)n/p+1)	Y((p-1)n/p+2)	⋮	⋮	⋮	Y(n)	u(p)

Remark) Y(⋅), u(⋅) show the corresponding samples and unknown parameters.

となる。よって、

$$J(\Theta) = J(\mu, \sigma^2) = -E \left[\frac{\partial}{\partial \Theta \partial \Theta^t} l(\Theta | Y) \right]$$

$$= \begin{bmatrix} \frac{1}{\sigma^2} \frac{n}{p} & & \\ & \ddots & \\ & & \frac{1}{\sigma^2} \frac{n}{p} & \\ & & & \frac{n}{2\sigma^4} \end{bmatrix} \quad (A.8)$$

$$J(\Theta)^{-1} = J(\mu, \sigma^2)^{-1} = \begin{bmatrix} \sigma^2 \frac{p}{n} & & \\ & \ddots & \\ & & \sigma^2 \frac{p}{n} & \\ & & & \frac{2\sigma^4}{n} \end{bmatrix} \quad (A.9)$$

と表される。

また、

$$E \left[\frac{\partial l}{\partial \mu_i} \cdot \frac{\partial l}{\partial \mu_j} \right] = \frac{1}{\sigma^2} \frac{n}{p} (\because \text{標本の独立性の仮定より}) \quad (A.10)$$

$$E \left[\frac{\partial l}{\partial \sigma^2} \cdot \frac{\partial l}{\partial \sigma^2} \right] = E \left[\left(\frac{1}{2\sigma^4} \{ \star \} - \frac{n}{2\sigma^2} \right) \left(\frac{1}{2\sigma^4} \{ \star \} - \frac{n}{2\sigma^2} \right) \right]$$

$$= \frac{1}{4\sigma^8} E[\{ \star \}^2] - \frac{n}{2\sigma^6} E[\{ \star \}] + \frac{n^2}{4\sigma^4}$$

$$= \frac{1}{4\sigma^8} E[\{ \star \}^2] - \frac{n^2}{4\sigma^4} = \frac{1}{4\sigma^8} \left(\frac{\kappa}{\sigma^4} - n^2 \right) \quad (A.11)$$

とおくと（上のように κ を定める）、

$$\{ \star \}^2 = \sum_{j=1}^p \sum_{k=(j-1)n/p+1}^{j*n/p} (y_k - \mu_j)^4 + \sum_{i,j,k \neq 1} (y_k - \mu_i)^2 (y_k - \mu_j)^2 \quad (A.12)$$

$$E \left[\sum_{j=1}^p \sum_{k=(j-1)n/p+1}^{j*n/p} (y_k - \mu_j)^4 \right] = E \left[\sum_{i=1}^n (y_i - \mu_i)^4 \right] = nE[(y_i - \mu_i)^4]$$

(∵ 添字の付替え) (A.13)

$$E \left[\sum_{i,j,k \neq 1} (y_k - \mu_i)^2 (y_k - \mu_j)^2 \right] = n(n-1)\sigma^4 \quad (A.14)$$

となることから

$$\frac{\kappa}{\sigma^4} - n^2 = \frac{n}{(\sigma^2)^2} E[(y_i - \mu_i)^4] + \frac{n(n-1)\sigma^4}{\sigma^4} - n^2$$

$$= \frac{n}{(\sigma^2)^2} E[(y_i - \mu_i)^4] - n$$

$$= n \left\{ \frac{1}{(\sigma^2)^2} E[(y_i - \mu_i)^4] - 1 \right\} = (*) \quad (A.15)$$

と変形出来る。

ここで、 μ_i, σ^2 をそれぞれ最尤推定量 $\hat{\mu}_i, \hat{\sigma}^2 = \text{RSS}/n$ で置き換える。また、平均まわりの4次の積率を、標本における平均まわりの4次の積率 $\hat{\mu}(4)$ を用いて表現すると、

$$(*) = n \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\mu}_i)^4 / (\hat{\sigma}^2)^2 - 1 \right\}$$

$$= n \left[\frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\mu}_i)^4}{\left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\mu}_i)^2 \right\}^2} - 1 \right] = n \left\{ n^2 \cdot \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\mu}_i)^4 / (\text{RSS})^2 - 1 \right\}$$

$$= n \left\{ \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} - 1 \right\} \quad (A.16)$$

となる。但し、

$$\text{RSS} = \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\mu}_i)^2 \quad (\text{residual sum of squares}),$$

$$\hat{\mu}(4) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\mu}_i)^4 \quad (A.17)$$

とおく。

以上により

$$I(\hat{\Theta}) = I(\hat{\mu}, \hat{\sigma}^2) = E_{\hat{\Theta}} \left[\frac{\partial}{\partial \Theta} l(\hat{\Theta} | Y) \cdot \frac{\partial}{\partial \Theta^t} l(\hat{\Theta} | Y) \right]$$

$$= = \begin{bmatrix} \frac{1}{\hat{\sigma}^2} \frac{n}{p} & & * \\ & \ddots & \\ & & \frac{1}{\hat{\sigma}^2} \frac{n}{p} & \\ * & & & \frac{n}{4\hat{\sigma}^4} \left\{ \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} - 1 \right\} \end{bmatrix} \quad (A.18)$$

$$J(\hat{\Theta})^{-1} I(\hat{\Theta}) = \begin{bmatrix} 1 & & * \\ & \ddots & \\ & & 1 \\ * & & & \frac{1}{2} \left\{ \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} - 1 \right\} \end{bmatrix} \quad (A.19)$$

となり（上の行列の対角成分以外（*印の部分）については最終的な結果に影響しないために計算を省略する）、

$$\begin{aligned}\text{trace}\{J(\hat{\Theta})^{-1}I(\hat{\Theta})\} &= p + \frac{1}{2} \left\{ \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} - 1 \right\} \\ &= \frac{1}{2} \left\{ 2p - 1 + \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} \right\}\end{aligned}\quad (\text{A.20})$$

と表せることから、この場合の TIC は

$$\begin{aligned}\text{TIC}(\mathbf{M}) &= -2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2\hat{t} \\ &= -2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2p - 1 + \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2}\end{aligned}\quad (\text{A.21})$$

となり、ペナルティ項の評価が出来たことになる。

なお、式 (A.21) は式 (A.1) のような分散分析型のモデルに適用可能なことに注意する必要がある。

また、これと AIC の形

$$\text{AIC}(\mathbf{M}) = -2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2(p+1) \quad (\text{A.22})$$

を比較することにより、

$$\begin{aligned}\text{TIC}(\mathbf{M}) > \text{AIC}(\mathbf{M}) &\Rightarrow \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} > 3, \\ \text{TIC}(\mathbf{M}) = \text{AIC}(\mathbf{M}) &\Rightarrow \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} = 3, \\ \text{TIC}(\mathbf{M}) < \text{AIC}(\mathbf{M}) &\Rightarrow \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} < 3\end{aligned}\quad (\text{A.23})$$

という関係式が成立していることが分かる。

この分散分析モデルでは、両者 (AIC と TIC) のペナルティ項の値を比較することにより、精密評価の度合いを実際の標本を用いて数値的に検討することが可能である。

次に、理論的な側面から TIC と AIC を比較することを考える。

すなわち、TIC のペナルティ項の (真の分布 g に対する) 期待値を考えると、

$$\begin{aligned}\text{trace}\{J(\Theta)^{-1}I(\Theta)\} &= p + \frac{1}{2} \left\{ \frac{1}{(\sigma^2)^2} E[(y_i - \mu_i)^4] - 1 \right\} \\ &= \frac{1}{2} \left\{ 2p - 1 + \frac{1}{(\sigma^2)^2} E[(y_i - \mu_i)^4] \right\}\end{aligned}\quad (\text{A.24})$$

より

$$-2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2 * E_g[\hat{t}] = -2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2p - 1 + \frac{E[(y_i - \mu_i)^4]}{(\sigma^2)^2} \quad (\text{A.25})$$

と表現出来る。これと AIC のペナルティ項の期待値を取ったもの

$$-2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2(p+1) (= \text{AIC}(\mathbf{M})) \quad (\text{A.26})$$

との差を考えると、

$$E_g[\text{TIC}(\mathbf{M}) - \text{AIC}(\mathbf{M})] = \frac{E[(y_i - \mu_i)^4]}{(\sigma^2)^2} - 3 = \beta - 3 \quad (\text{A.27})$$

となる。このとき

$$\beta = \frac{E[(y_i - \mu_i)^4]}{(\sigma^2)^2} \quad (\text{A.28})$$

は確率分布の中央での尖り具合や裾の重さ・長さを測る尖度 (kurtosis) という指標になっている。よく知られているように、正規分布の尖度は3であることから、今回の分散分析モデルにおける TIC と AIC の差の理論値は0になることが証明される。よって、この場合には TIC と AIC は実用上もほとんど差がないと考えられ、本論文の計算機実験においてもそのような結果が示された (本文中の Table3-13, p.32)。

また、 p 個の回帰係数を持つ (A.29) 式のような重回帰分析モデル

$$\begin{aligned}\mathbf{Y} &= \mathbf{X}\Theta + \varepsilon, \quad \varepsilon \sim N(0, \sigma^2 \mathbf{I}_n) \\ (\text{但し } \Theta &= (\theta_1, \dots, \theta_p) \text{ とする})\end{aligned}\quad (\text{A.29})$$

における TIC も今回の分散分析の場合とほぼ同じ手順にて計算することが可能であり

$$\text{TIC}(\mathbf{M}) = -2 * l(\hat{\Theta}|\mathbf{Y}) + 2p - 1 + \frac{n^2 \cdot \hat{\mu}(4)}{(\text{RSS})^2} \quad (\text{A.30})$$

と表される。

従って、上と同様の尖度 β を用いた理論的な検出により、

$$E_g[\text{TIC}(\mathbf{M}) - \text{AIC}(\mathbf{M})] = \beta - 3 = 0 \quad (\text{A.31})$$

となり、AIC と TIC の理論値に完全に一致することが示された。

今回の付録 A で取り上げた統計モデルは分散分析と重回帰分析のみであるが、TIC のペナルティ項は上の意味での統計モデルには依存しないため、この論理を正規分布に従う他の統計モデル (時系列モデルなど) に拡張することは比較的容易である。ゆえに、正規誤差モデルにおける TIC の理論値は AIC のそれと同じであり、標本に基づく実測値に

ついてもほとんど差がないと考えられる。

なお、Poisson 分布、二項分布など他の確率分布に従う場合には

$$E_g [\text{TIC} (M) - \text{AIC} (M)] = \frac{E[(y_i - \mu_i)^4]}{(\sigma^2)^2} - 3 = \beta - 3 \quad (\text{A.32})$$

となる保証がないため（実際には TIC の具体的な形を求めること自体困難な場合が多いと思われる）、ここでの推論は適用出来ないことに注意する必要がある。

付録 B. 代表的な資源評価モデルの概略および標準化された CPUE が資源量推定結果に与える影響の例

本研究のメインテーマである CPUE 解析を利用して得られた標準化された CPUE 年トレンドは、資源の絶対量を推定するためのプロダクションモデル (Pella and Tomlinson, 1969) や VPA (virtual population analysis) (Gavaris, 1988) などにチューニングインデックスとして使用されている。ここでは、まぐろ類の解析に用いられている代表的な資源評価モデルの概略および標準化された CPUE が資源量推定結果に与える影響の事例について、簡単に記述する。

最初に、まぐろ類の資源評価モデルについて、使用可能な年別の漁獲データが年齢別に分かれていないか、分かれているかによって、2 つに大別出来る。前者は logistic 曲線などに基づくプロダクションモデルが、後者は人工動態のコホート解析などにも使用されることがあるチューニング VPA が広く利用されている。なお、漁獲物の年齢査定は資源量推定に与える影響からして非常に重要であり、耳石などの生物情報を用いることが一般的であるが、そのような情報が利用出来ない場合には体長組成データにより年齢分解を行うことが必要であり、正規混合分布モデルなどが使用されている。本論文の3.6節では、体長組成の年齢分解を想定し、正規混合分布モデルの成分数推定を取り上げた。

まず、年別漁獲量によるプロダクションモデルは (B.1) 式のように表される。

$$\frac{dB_t}{dt} = rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K}\right) - Y_t = rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K}\right) - qE_t B_t \quad (\text{B.1})$$

但し、 $B \cdot Y \cdot r \cdot K \cdot q \cdot E \cdot t$ (添字) はそれぞれ資源重量・漁獲重量・内的増加率・環境収容力・漁具能率・漁獲努力量・時間 (年など) を表す。

(B.1) 式は、離散形の差分方程式 (B.2) で表現されることも多い。

$$B_{t+1} - B_t = rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K}\right) - Y_t = rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K}\right) - qE_t B_t \quad (\text{B.2})$$

漁獲重量や CPUE ($=Y/E=qB$) などに誤差構造を仮定し、最小二乗法や最尤法による目的関数最適化を行い、パラメーター (r, K, q など) を推定する。

以下、最小二乗法および最尤法 (正規誤差を仮定) による目的関数例を示す。

$$SSQ = \sum_i \left(\log \frac{Y_t}{E_t} - \log(q\hat{B}_t) \right)^2 \searrow$$

$$LL = -\sum_i \left\{ \frac{1}{2} \log(2\pi\sigma^2) + \frac{(Y_t - q\hat{B}_t E_t)^2}{2\sigma^2} \right\} \nearrow \quad (\text{B.3})$$

次に、年別年齢別漁獲量によるチューニング VPA の定式化について述べる。

$$N_{a+1,y+1} = N_{a,y} \exp\{-(F_{a,y} + M_a)\} \quad (a = 0, 1, \dots, A-1)$$

$$N_{A+,y+1} = N_{A,y} \exp\{-(F_{A,y} + M_A)\} \\ + N_{A+,y} \exp\{-(F_{A+,y} + M_{A+})\}$$

$$C_{a,y}(F_{a,y}) = N_{a,y} \frac{F_{a,y}}{F_{a,y} + M_a} [1 - \exp\{-(F_{a,y} + M_a)\}]$$

(漁獲方程式) (B.4)

但し、 $C \cdot N \cdot F \cdot M$ はそれぞれ漁獲尾数・資源尾数・漁獲死亡係数・自然死亡係数 (漁獲以外の死亡) を表し、添字の a, y はそれぞれ age, year を表す。ここでは、漁獲量と資源量の関係が上の漁獲方程式でモデル化され、資源尾数の定式化では各コホート (年級群) の動きを Forward もしくは Backward に追っていることになる。このチューニング VPA の考え方を模式化すると、表 B.1 のようになる。なお、年齢の添字 $A+$ (プラスグループ) は、これ以上年齢査定が出来ない高齢部分をまとめた年級群を表し、プラスグループの全体に占める割合が高い場合には資源推定結果が頑健でなくなる傾向にあるため、このことから年齢査定、体

長組成の年齢分解（3-6節）の重要性がうかがえる。

チューニング VPA でも、プロダクションモデルの場合と同様にして、観測された CPUE とモデルから推定されたそれとの差異をモデル化し、最小二乗法や最尤法によりパラメーター推定することが多い（式 B.5）。

$$LL = - \sum_a \sum_y \left\{ \frac{1}{2} \log(2\pi\sigma^2) + \frac{(\log(CPUE_{a,y}) - \log(q_a N_{a,y}))^2}{2\sigma^2} \right\}$$

(B.5)

(B.5) 式は、CPUE 観測値に対して正規誤差を仮定した最尤法による目的関数を表し、(B.4) で漁獲尾数と資源尾数の関係を表している漁獲方程式における漁獲死亡係数 F (Table B-1の濃色部分など) を未知パラメーターと設定することが多い。この場合には、コホートは高齢部分から Backward に追っていくことになり (Table B-1の斜めに塗りつぶされた部分)、プラスグループより 1 歳若い年齢 A とプラスグループ (Table B-1の薄色部分) の比 α ((B.6) 式) を推定、もしくは固定することにより、モデルの整合性が保たれる。

$$F_{A+,y} = \alpha_{(y)} F_{A,y}$$

(B.6)

(α は年に依存すると仮定することもあり、依存しないと設定することもある)

なお、プロダクションモデルとチューニング VPA の中間に位置する、年齢別漁獲尾数が存在しない場合に、選択率と呼ばれる年齢別の獲られやすさを仮定して年齢毎に漁獲を振り分ける、コホート解析モデルも考案されている。

例 B.1. 標準化された CPUE の資源量推定結果に与える影響 (櫻田, 2005)

最後に、本論文でも何回か取り上げた、インド洋キハダ資源のチューニング VPA 解析例を通じて、標準化された CPUE が資源量推定結果に与える影響について論じる。Fig. B-1はチューニングインデックスとして用いた2つの標準化された CPUE 年トレンド (日本のはえ縄船および台湾のはえ縄船による指標) を表し、Fig. B-2はこれらの CPUE シリーズと年別年齢別漁獲量に基づいて推定された資源尾数の絶対値を表す。2つの推定された資源量のトレンドは良く似ているが、その絶対値は多少違いがあり、解釈には細心の注意が必要である。

Table B-1. Pattern diagrams for tuned VPA (年齢 and 年 shows the age and year in the table, respectively)

年齢/年	1		y		m-1	m
0						
a						
A						
A+						

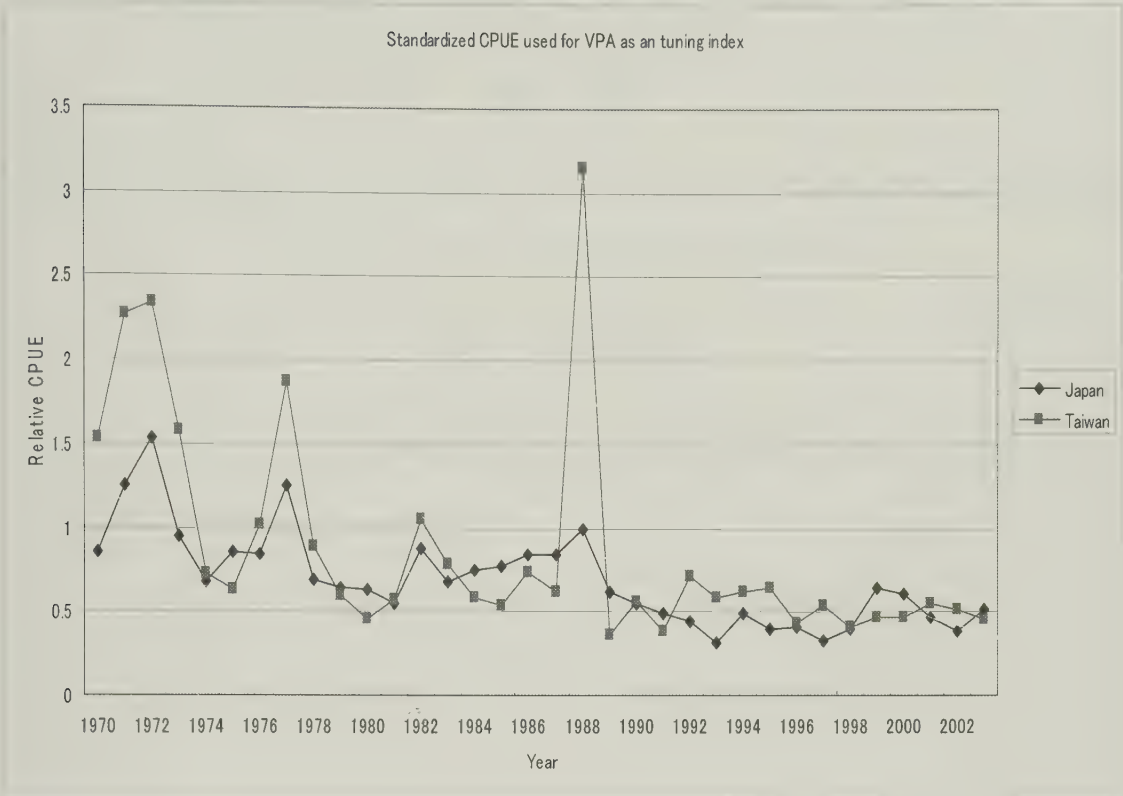


Fig. B-1. Year trends of standardized CPUE (for yellowfin tuna in the Indian Ocean caught by the Japanese and Taiwanese longline commercial vessels) as a tuning indices used for VPA.

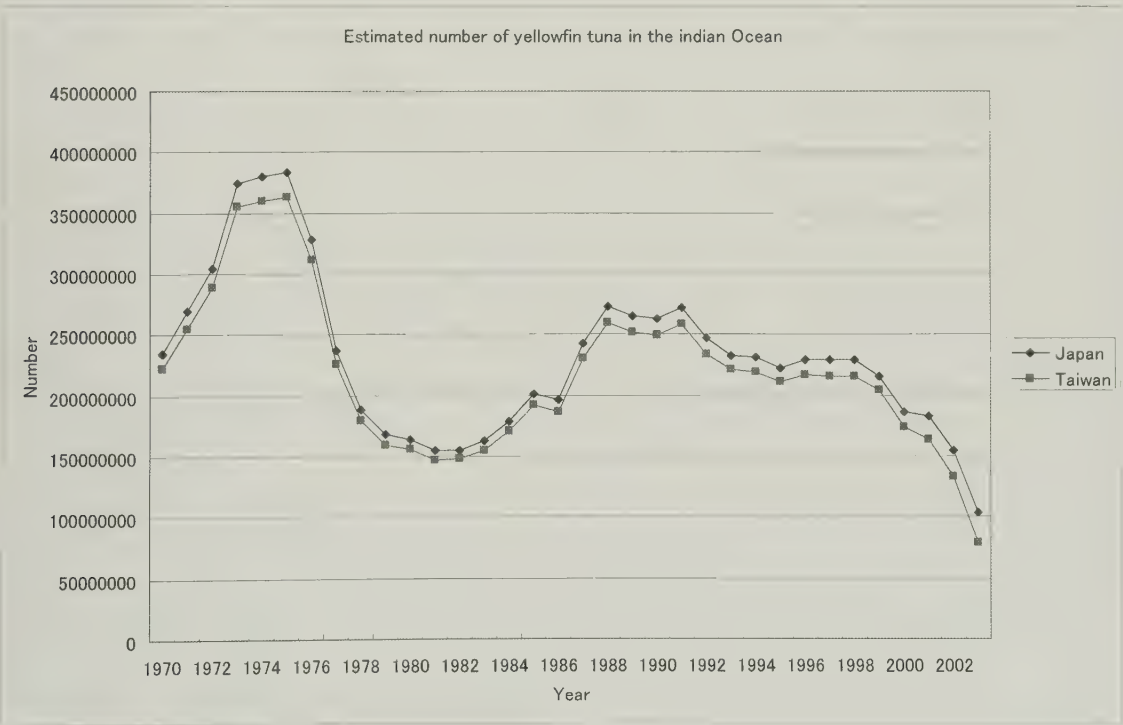


Fig. B-2. Year trends of estimated stock number (for yellowin tuna in the Indian Ocean obtained from the VPA) by the standardized CPUE in Fig. B-1.

日本産マイワシの初期発育と産卵生態に関する研究^{*1}

松岡 正信^{*2}

Studies on Early Development and Spawning Ecology in Japanese Sardine *Sardinops melanostictus*

Masanobu MATSUOKA

Abstract: In the most resource period and decrease one of Japanese sardine *Sardinops melanostictus*, the early development and spawning ecology of Western Kyushu population were investigated, from biological aspect.

Artificial fertilization was undertaken, using adults caught by fishing on the research vessel. Successfully fertilized eggs started cleavage after one hour and five minutes of insemination. In three hours, eggs reached the morula stage and attained to the blastula stage in four hours. Hatching occurred within 30 to 36 hours. Unfortunately, all larvae died within 1.5 days after hatching, probably because of the deterioration of the rearing sea water and high temperature.

Wild eggs collected from adjoining areas of Nagasaki Harbor were incubated from Ab-Ba stage at 7.3-26.7°C. At 7.3 and 10.8°C, total and viable hatching rates, survival rate at first-feeding stage and rate of first-feeding success were lower than at 13.8-21.0°C. At 23.5°C, these rates were lower than at 13.8-21.0°C, and no normal larvae and no feeding ones were observed at 26.7°C. Eggs were also incubated at salinities of 17.4-53.8. At salinities of 26.1-39.6, total and viable hatching rates were high, mostly over 90%. Viable hatching rate at salinity of 17.4 was considerably low. At salinities of 44.3 and 53.8, total and viable hatching rates were relatively low. Survival rate at first-feeding stage and rate of first-feeding success at salinities of 17.4, 44.3 and 53.8 were lower than at salinities of 26.1-39.6.

Incubation and rearing experiments at temperature of 18°C were undertaken, using wild eggs. Total length of just hatched larvae was 3.44 mm. Fourth day-old larvae after hatching (about 5.7 mm TL) began to eat S type rotifers. 17th day-old larvae reached 9.9 mm TL on the average (range 8.50-11.95 mm), and the rudiments of the dorsal and caudal fin rays and fin-supports were partly formed. 29th day-old larvae reached 15.37 mm TL (maximum, 20.0 mm). In groups deprived of food from first-feeding stage, eighth day-old, 12th day-old and 17th day-old after hatching, most larvae could not take rotifers which were given on after three or four days.

Developmental process of all cartilages and bones was described, using artificially raised and wild specimens. Changes in feeding and swimming functions were clarified from osteological side, and a developmental step forming four periods and eight phases was prescribed.

Differential sequence of red muscle, pink muscle, white muscle and tonic-like fibers in the lateral muscle as an important locomotor organ was investigated. A layer of red muscle fibers was functionally developed at first-feeding stage. Beyond about 20 mm SL, stratifica-

2007年11月8日受理 (Received on November 8, 2007)

^{*1} 鹿児島大学大学院連合農学研究科審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

^{*2} 瀬戸内海区水産研究所 〒739-0452 広島県廿日市市丸石2-17-5 (National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 2-17-5, Maruishi, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan)

tion of red fibers, differentiation of tonic-like fibers and mosaic appearance of white fibers occurred. By 30 mm SL, pink fibers and two types of tonic-like fibers were differentiated. The structure of lateral muscle in a 37 mm SL juvenile was complete.

Formative process of eye, olfactory organ, taste buds, lateral line system and inner ear was examined. The visual cell layer consisted of only single cones at first-feeding stage. In a 20.9 mm SL larva, rod-like cells and twin cones appeared. Both ciliated and microvillous receptor cells in olfactory organ were found shortly after hatching. Formation of olfactory nostrils and lamellae began at about 20 mm SL. Taste buds first appeared at 11.2 mm NL. Newly hatched larvae were equipped with 12 pairs of neuromasts on the head and trunk. The formation of head lateral line canal commenced at about 20 mm SL and four canals had ossified by 32.5 mm SL. Three semicircular canals formed by first-feeding stage. The structure of inner ear was entirely formed by 32 mm SL.

The most spawning period was in March and the most GSI rate of females was over 20. From the ratio of specimens with hydrated eggs or postovulatory follicles at the regressing stage 0 (spawning day), presumptive example of the average spawning interval was calculated to be from 4 to 6 days.

Spawning time and duration of egg development of this species and Japanese anchovy *Engraulis japonicus* were investigated by 46 time vertical net samplings in the waters off southern Kyushu. Spawning of sardine occurred mainly at about 20:00 on 12 March and during 19:00-20:00 on 13 March, 1991. On the other hand, spawning of anchovy seemed to occur mainly during 00:00-01:00. Spawning times of both species were not overlapped at all.

The vertical distribution of sardine eggs was investigated to clarify their spawning depth. Horizontal net tows were simultaneously conducted at five layers of approximately 1 m, 20 m, 40 m, 60 m and 80 m. AA stage eggs (from fertilization to beginning of enlargement of perivitelline space) were mostly collected at 40 m and 60 m depths. This means that the spawning depth was approximately 40-60 m. The spawning depth of Japanese anchovy was considered to be 0-20 m. The spawning depths of both species were not overlapped, also the spawning time.

Morphological changes of unfertilized and fertilized sardine eggs were observed continuously. Unfertilized eggs could be divided into three types on the bases of their morphology: a distorted type, a narrow perivitelline-space type and a normal perivitelline-space type. The first type of eggs disintegrated and sank to the bottom of the containers in a short time. The latter two types of eggs formed not only a perivitelline space but also a blastodisc. They disintegrated gradually within 12 hours after stripping. Common to eggs of these three types, the egg membrane finally broke and the eggs contents were mainly lost. The examination of the field-collected eggs shows that some wild eggs were very similar in their morphological characteristics to unfertilized and disintegrated sardine eggs mentioned above. These facts suggest that unfertilized sardine eggs may be commonly present in natural spawning, especially in the area of the south from Kyushu.

Short term (from 1 hour to 1 week) variations at the 9 stations in the number of collected sardine eggs were investigated in the adjoining area of Nagasaki Harbor. The maximum variations within 0.5 day were 2.3 or 6.6 times. The maximum variations between days were 2.0 or 5.1 times. The maximum variation at 9 stations was 33.8 times. This result indicates that the number of sardine eggs collected by plankton net changes considerably during short time periods and between adjacent stations, and that the total egg production calculated from spawning survey data may include wide variations.

Egg abundance and distributional changes of sardine were studied in the waters around

Kyushu from 1979 to 1995. A total 13,138 tows was undertaken for collecting eggs by six prefectural experimental stations and the Seikai National Fisheries Research Institute. The egg abundance was calculated for each 30' × 30' square and grouped into three large areas from north to south (Areas I (north of 34° N), II (34° -31°30' N), III (south of 31°30' N)). The total egg number considerably fluctuated from 47×10^{12} in 1995 to $2,873 \times 10^{12}$ in 1987. The fluctuation mainly occurred in Area III. The egg abundance of this area drastically decreased from 1991, and was only 0.3×10^{12} in 1995. The spawning month showed secular change. In Area I, spawning occurred mainly in March in 1979 and 1989, April in 1981-1983, and May in 1984-1987. Spawning after 1988 has occurred in March and April. The main spawning grounds were located in Area I and Area II in 1979 and 1980. After 1981, the main spawning grounds gradually shifted to the south, and in 1987 most of the spawning occurred in Area III. The spawning temperature changed with the shift of the spawning area. In 1979, eggs were spawned in 13-19°C, although spawning occurred at the 21°C level in 1987. After 1991, the spawning temperature returned to 14-19°C.

Although the sardine resource is very low in present, from past events on records, I may presume that it will increase to the maximum size after present to scores of years.

Key words: Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, early development, spawning ecology, egg abundance

目 次

第1章 緒 言

第1章 緒 言

第2章 初期発育

第1節 人工受精および培養下での卵発生とふ化

第2節 ふ化率等に及ぼす水温と塩分の影響

第3節 ふ化率等に及ぼす低水温の影響

第4節 仔魚の発育と成長

第5節 骨格の形成過程

第6節 体側筋の形成過程

第7節 感覚器の形成過程—I. 眼

第8節 感覚器の形成過程—II. 嗅覚器, 味覚器, 側線感覚器, 聴覚・平行感覚器

第3章 産卵生態

第1節 成熟と産卵間隔

第2節 産卵時刻と天然海域での卵発生—カタクチイワシとの関連

第3節 産卵水深—カタクチイワシとの関連

第4節 薩南海域における未受精卵の出現

第5節 採集卵数の短期的および定点間の変動

第6節 九州周辺海域における産卵量の径年変化と卵分布

第4章 総合論議

謝 辞

文 献

日本産マイワシ *Sardinops melanostictus* は鮮魚として消費される他, 養殖魚の餌料, フィッシュミール等に用いられ, 産業上非常に重要な魚種の1つである。

本種は代表的な多獲性浮魚類で, 従来から大幅な資源変動をすることが知られている。1965年に漁獲量9千トンの最低水準期を経過後(川崎, 1983), 1973年以降急増して1976年には100万トンに達し, 1980年には200万トンを超えて, 1984年には400万トンの大台に乗り, 1988年には史上最高の463万トンになった(黒田, 1991a, b)。しかし, 1989年以降漁獲量は急激に減少し, 1995年には約66万トンとなり(農林水産省統計情報部, 1997), 更にその後も減少傾向が続き, 2004年には約5万トンとなった(農林水産省統計情報部, 2006)。

本種に関する主な研究としては伊東(1961), 中井(1962a, b, c), 黒田(1991b)等があり, 漁業生物学的知見や産卵調査結果(広範囲にわたって卵の採集を行い, 総産卵量を計算して親魚資源量を推定する調査)が主要な内容となっている。本種の資源研究には長年の蓄積があるが, 生物学的基礎知見の多く, 特に初期生態や産卵生態に関しては余り明らかにされていない。これは, 本種が低価格魚であり研究の対象になりにくい点や, 親魚の分布域や産卵海域が沖合にあり大型船の調査を必要とする点および資源の低水準期には研究が途切れがちになる点等によるものと思われる。

また、本種は水槽内で自然産卵しないため、発育初期の生物学的実験が行い難いこともその要因の1つであるろう

一般に、魚類の減耗は発育初期に著しい (Marr, 1956)。初期減耗機構を明らかにするためには、卵や仔稚魚の形態、生理、生態等の知見を充実させる必要がある。これまで、人工受精による卵発生の観察については小林 (1944) および中井 (1962a, b) の報告があるが、何れも太平洋戦争中の簡単な観察記録である。卵・仔魚の生残にとって水温・塩分耐性は重要な要因であるが (柏木, 1989)、本種卵のふ化率および摂餌開始期生残率等に及ぼす水温と塩分の影響に関しては全く調べられていない。また、仔魚の飼育実験は本研究以前には Hayashi *et al.* (1989) 以外行われていない。仔稚魚の生残にとって最も重要なことは摂餌と捕食者からの逃避である。従って、摂餌・遊泳機能の発達過程の機能形態学的側面について明らかにする必要があるが、特に骨格系、体側筋系、感覚器官系 (眼、嗅覚器、内耳、味蕾、側線感覚器等) 等の摂餌・遊泳機能の発現に際して重要な諸器官についての知見は全くない。

本種の産卵回数や産卵間隔については石田ら (1959)、Nakai (1962b)、宇佐美 (1964) 等の報告があるが、まだ結論は出ていない。産卵時刻に関しては伊藤ら (1954)、中井ら (1955)、森本 (1993) 等比較的多くの報告があるが、同じ海域で同時期に産卵するカタクチイワシ *Engraulis japonicus* との種間関係については検討されていない。産卵水深に関しては西村 (1960) と伊東 (1961) の報告があるが、まだ検討の余地を多く残している。また、産卵時刻と同様にカタクチイワシとの種間関係も明らかでない。産卵直後の卵の中に未受精卵がどの程度含まれているかについては殆ど知見がない。本種の産卵が産卵期間中毎日同じ位行われるのか、それとも短期的に変動するかは産卵調査の精度に関わる重要な問題であるがまだ検討されていない。イワシ類を主対象とした全国的な卵・仔稚調査は1978年から現在に至るまで本州以南の海域で水産研究所や各県水産試験場で実施されている。マイワシ卵の出現状況については、太平洋側では森ら (1988) によって取り纏められている。日本海側における詳しい解析結果は後藤 (1998) によって発表されている。しかし、九州周辺海域については公表されていない。

本研究は、本種の資源変動機構を明らかにするための生物学的基礎知見を充実させることを目的に、主に九州周辺の個体群について飼育実験、機能形態学的研究および調査船調査等を行った結果を取り纏めたものである。

第2章 初期発育

第1節 人工受精および培養下での卵発生とふ化

本節はマイワシの人工受精とその後の卵発生の観察に関するものである。マイワシ属魚類においては、最終成熟に達した雌親魚の入手が困難なため (Clark, 1934; Miller, 1952)、人工受精に関する報告も少ない。マイワシでは、1928~1930年に京都府でイワシ人工ふ化試験が行われ、マイワシとウルメイワシ *Etrumeus micropus* の人工受精卵が放流されたという記録がある (京都府水産講習所, 1930, 1931a, b)。その後、Nakai (1962a, b) は1941年に流網漁獲物から親魚を入手し、人工受精によって発生実験を行った。また、小林 (1944) は1944年に水産試験場 (当時) が採集した親魚の人工受精によって、発生過程を観察記録した。最近では、田中 (1993) が人工受精卵を用いて比重の変化を調べているが、人工受精や卵発生に関しては言及していない。日本産マイワシ以外ではカリフォルニアマイワシ *S. caerulea* (Miller, 1952) とニュージーランドピルチャード *S. neopilchardus* (Baker, 1972) で人工受精の報告がなされている。最近、ホルモン投与による日本産マイワシの産卵は可能となったが (松山ら, 1991)、水槽内自然産卵にはまだ成功していない。ミルクフィッシュ *Chanos chanos* では天然卵とホルモン処理による卵には卵径や化学的成分にかなり差があると報告されている (Ako *et al.*, 1994)。従って、天然マイワシ卵の人工受精が比較的容易にできれば、ホルモン処理によらないマイワシの様々な発生実験が可能となる。1992年3月の産卵調査中に、マイワシの人工受精を行い、調査船上でふ化させることができたため、その観察結果をここに報告する。また、産卵調査による産卵量推定と深く関係すると思われる未受精卵の出現やホルマリン固定した卵の崩壊現象についても併せて言及する。なお、本研究の一部は、松岡ら (1995) によって報告されている。

試料と方法

人工受精に用いたマイワシ親魚は、種子島西方沖 (北緯30°35.6′, 東経130°53.9′) で、水産庁 (現: 独立行政法人 水産総合研究センター) 西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」の灯火の下で釣り (通称サビキ釣り) によって採集した。採集は1992年3月3日20時頃から開始した。この時、表層には多くのマイワシが群れていたが、そこから採集されたものは全て痩せた個体であった。そこで、釣り仕掛けを表面から10~15 m 程度沈めたところ、20時20分に腹部の膨満し

た雌が1個体採集された。腹部を軽く圧すと透明な完熟卵が認められたため、既に表層で採集されていたものの中から精液を出す雄個体を選び出し、乾導法により20時30分と50分に人工受精を行った。媒精された各2,000~3,000粒の卵を1ℓおよび2ℓの2個のビーカーに収容した。水温は21~22℃前後であった。実体顕微鏡下で時々卵の発生過程を観察した後、一部の卵を10% 海水ホルマリンで固定した。産卵調査終了後、これらの固定卵を実体顕微鏡下で再び詳しく観察すると共に、顕微鏡写真を撮影した。卵発生のステージ区分は原則として Nakai (1962a, b) に従った。

人工受精に用いた雌雄親魚はホルマリン固定して持ち帰り、体各部の測定と鱗による年令査定を行った。また、雌については卵巣を摘出し、卵巣卵の顕微鏡観察を行った。

結果および考察

人工受精に用いた雌とその卵巣を Fig. 1A に、雌雄の体各部の測定値を Table 1に示した。雌では、特に体高が著しく高い値を示した。卵巣重量は22.0 g で体重の22 % を占めたが、人工受精前には更に高い値であったと考えられる。鱗による年令査定結果では、雌は満5歳、雄は満4歳と推定された。卵巣は透明な吸水完熟卵が全体積の大部分を占め、縁辺部に小さな未熟卵が認められた (Fig. 1B)。また、生殖孔付近では大部分が吸水完熟卵であったが、卵巣の前端付近では未熟卵もかなり存在していた。

Fig. 1C は媒精後1時間5分後の浮上卵で、囲卵腔が拡がり、卵割が始まって、2細胞期になったものである。この写真にはこの他に、僅かに囲卵腔を形成している卵も観察される。後の実験結果(第3章第4節)から、これは未受精卵であると考えられる。なお、Nakai(1962a)がマイワシの人工受精を行った際には、受精は媒精直後とその3時間後の2回起こったと報告されている。第3章第4節では、マイワシの未受精卵が海水に接しただけで囲卵腔を形成することや、時間をかけて狭い囲卵腔を形成するタイプの未受精卵が存

在することを観察している。従って、Nakai (1962a) は囲卵腔が拡張したものを受精卵と判断したが、彼が観察した2回目の受精は、あるいは後者のタイプの未受精卵である可能性が考えられる。

人工受精卵は媒精後1時間19分で4細胞期 (Fig. 1D)、1時間42分で8細胞期 (Fig. 1E)、2時間10分で16細胞期 (Fig. 1F)、約3時間で桑実期 (Fig. 1G)、約4時間で胞胚期 (Fig. 1H) に達した。前述の未受精卵の大部分は媒精後5時間前後までに容器の底に沈降して、卵の内部が崩壊した。西村 (1958) はネットで採集したマイワシの発生初期卵に卵黄崩壊したものが多く原因について、ネット曳網中の物理的衝撃かまたは固定によって起こるものと推定した。今回は正常に発生中の卵を固定した後に再度観察したので、この間の卵黄崩壊の原因はホルマリン固定ということになる。このような点から卵を観察したところ、2細胞期から桑実期までは卵黄崩壊は全く起こらなかった。しかし、胞胚期には崩壊卵が僅かに出現した (Fig. 1H)。Fig. 2A は Aa ステージの末期の卵 (媒精後8時間15分) であるが高い割合で卵黄の全体に崩壊現象が起こっていた。Ab-c ステージ (10時間10分後) となり卵黄が胚盤葉に覆われる面積が増えるに従って、卵黄の崩壊程度は低くなった (Fig. 2B)。Fig. 2C (12時間7分) は Ac ステージから Ba ステージへの移行期で、Ac ステージの卵は僅かに卵黄が崩壊しているが、原口閉鎖が起こり B ステージに達したものは卵黄崩壊現象は全く認められなかった (Fig. 2D は16時間36分後の Bb ステージ)。このように、ホルマリン固定による卵黄全体の崩壊は胞胚期から Aa ステージの比較的短期間に集中していた。従って、このステージ以外の卵黄の崩壊はネット曳網中の衝撃や曳網後の処理等によって起こると思われる。卵期の生態や生残率を推定するためには、産卵調査で採集される卵黄崩壊卵のうち、未受精卵、本来の死亡卵、ホルマリン固定による崩壊卵、曳網中やその後の処理等による崩壊卵等を厳密に区別するための知見を今後蓄積する必要がある。

媒精後約24時間で C ステージに達した (Fig. 2E)。

Table 1. Body size of the female and male Japanese sardine used for artificial fertilization (measured after fixation)

	Total length (mm)	Body length (mm)	Body depth (mm)	Body width (mm)	Body weight (g)	Gonad weight (g)
Female	240	201	44.7	24.2	99.6	22.0
Male	230	192	35.7	21.4	74.2	—

—, not measured.

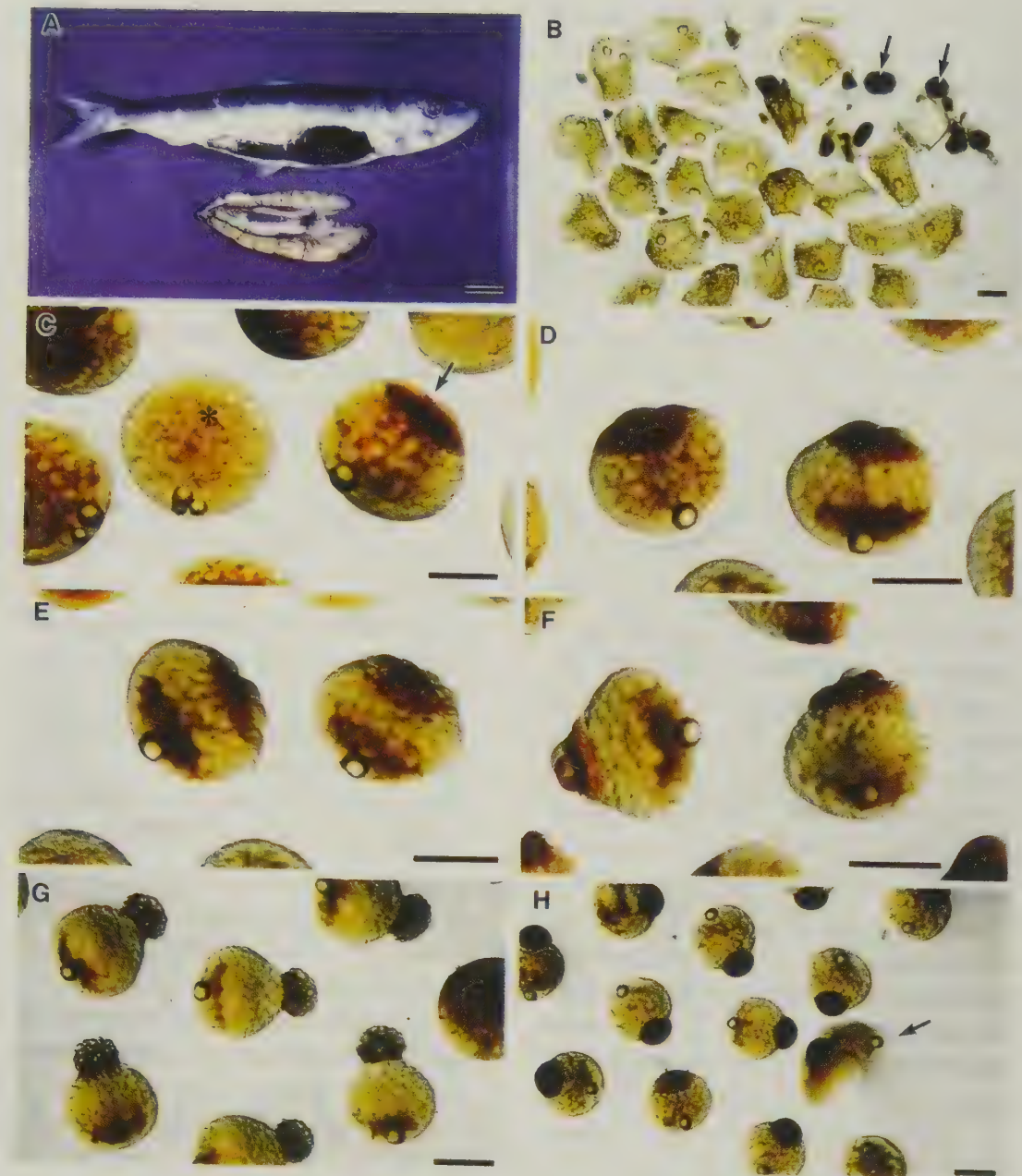


Fig. 1. Female Japanese sardine used for artificial fertilization and developing eggs. A: female and its ovary. B: fully matured and hydrated eggs and small immature ones (arrows). C: 2-cell stage (arrow). * shows an unfertilized egg. D: 4-cell stage. E: 8-cell stage. F: 16-cell stage. G: morula stage. H: blastula stage. Note the yolk of an egg (arrow) is burst. Scale bars indicate 20 mm (A) and 0.5 mm (B-H).



Fig. 2. Developing eggs and hatched larvae of Japanese sardine. A: the last stage of Aa. Note the yolk of many eggs are entirely ejected into the perivitelline space. B: Ab-Ac stage. Note that the degree of ejection of yolk is slighter than the previous stage. C: Ac-Ba stage. D: Bb stage. E: Ca stage. F: Cc stage. G: larvae immediately after hatched. H: larvae 34.5 hours old. Scale bars indicate 0.5 mm.

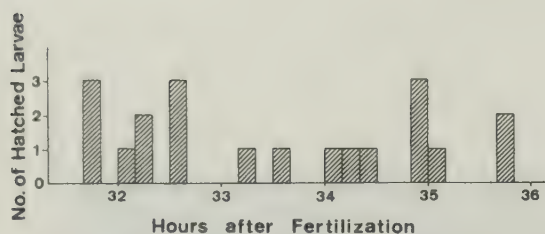


Fig. 3. Variation in number of hours between fertilization and hatching in 20 eggs of Japanese sardine.

Fig. 2F は胚体の尾部先端が頭部に達し、ふ化直前の Cc ステージとして扱っているものである。ふ化は媒精後30～36時間の間に起こり、殆どどのふ化仔魚は形態的に正常と思われた (Fig. 2G)。ふ化時間の個体変異を調べるために、Cc ステージの卵20個をシャーレに入れ、10分毎にふ化個体数を調べた。ふ化は特にある時刻にピークを形成することなく約4時間の間にばらばらに起こった (Fig. 3)。長崎港近海で採集した同一産卵日と思われる卵のふ化時間のレンジは6時間程度であった (松岡, 未発表)。先の実験で同一時刻に媒精した卵でも約4時間の差があり、全体でも6時間程度であったことから考えると、天然海域でのマイワシ産卵群の産卵時刻は比較的集中しているのではないかと考えられる。Fig. 2H はふ化後34.5時間の仔魚で、卵黄はまだ残っているが、網膜に色素が沈着し、口も形成されている。この後、水温の上昇や水質の悪化が起き、ふ化後1.5日で全て死亡した。

今回の人工受精の成功の大部分は産卵直前の雌親魚 (と同時に雄も) を採集できたことによるものである。マイワシの産卵時刻は20～24時の間と考えられており (例えば, 森本, 1993; 第3章第2節), ちょうど産卵開始時刻頃に採集したことになる。また、マイワシはやや深い層 (40～60 m) で産卵すると考えられるため (第3章第3節), 釣り仕掛けをやや深く沈下させたことも成熟雌を得られた1つの要因かもしれない。今回は飼育設備等がなく、十分なふ化・飼育実験ができなかった。しかし、調査船で直接親魚を採集できれば、船上でも様々なふ化・飼育実験が可能であることを示した。このような実験のためには、調査船がより充実した飼育実験設備等を備えた海上実験室としての機能を持つことも今後重要であろう。

第2節 ふ化率等に及ぼす水温と塩分の影響

日本産マイワシは資源の高水準期には薩南海域が主産卵場となり、資源の低水準期よりかなり高温・高塩分下で産卵することが知られている (黒田, 1991a, b)。

そこで、本種の卵・仔魚がどの程度の高温度耐性や塩分耐性を持つかを明らかにすることは、産卵場の形成や卵・仔魚の生残・成長等に関わる重要な知見を与えるものと考えられる。本節では、長崎港近海で採集した卵を用いて、通常水温から高温範囲および広塩分範囲においてふ化実験を行い、それらが全ふ化率、正常ふ化率、摂餌開始期生残率および摂餌率等に与える影響について検討した。また、薩南海域で採集した卵のふ化実験の結果も併せて報告する。なお、本研究の一部は、松岡 (1995) によって報告されている。

試料と方法

実験にはマイワシ天然卵を用いた。卵の採集は、1989年3月13, 15, 17, 25, 27日の昼間に、長崎港沖に2マイル間隔で配置した9定点 (Fig. 4) で行った。小型船 (7.4トン) を用いて、口径57 cm のプランクトンネットの5分間表層曳網 (速度約2.3ノット) を行った。卵採集時の表面水温は14.4～16.4℃であった。何れの調査日にも、A, B, C の3発育段階 (Nakai, 1962a, b) の卵が採集されたが、この内、前日の夜に産卵されたと思われる Ab-c ステージの卵を実体顕微鏡下で選別して、以下の実験に用いた。実験には、採集現場の海水をガラス繊維濾紙 (Whatman GF/C) で濾過して用いた。

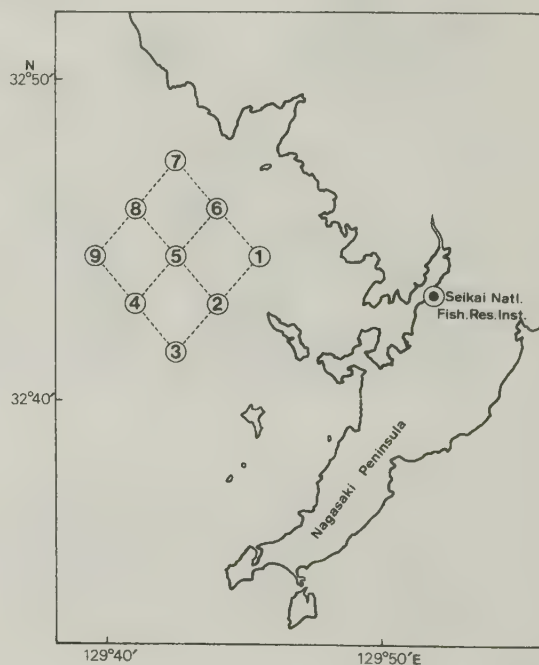


Fig. 4. Sampling stations (surrounded by circles) of Japanese sardine eggs and larvae.

Table 2. Temperature and salinity conditions maintained during the incubation experiments of Japanese sardine eggs collected from adjoining area of Nagasaki Harbor

Trial No.	Sampling date	Egg stage	n	Temperature (°C)	Salinity
1	Mar. 13	A	50 *	17.6±0.3	17.43
2	13	A	50 *	17.6±0.3	17.43
3	13	A	50 *	17.6±0.3	26.14
4	13	A	52 *	17.6±0.3	26.14
5	13	A	50 *	17.6±0.3	30.49
6	13	A	50 *	17.6±0.3	30.49
7	13	A	50 *	17.6±0.3	34.85
8	13	A	50 *	17.6±0.3	34.85
9	13	A	50 *	17.6±0.3	39.58
10	13	A	50 *	17.6±0.3	39.58
11	13	A	50 *	17.6±0.3	44.30
12	13	A	51 *	17.6±0.3	44.30
13	13	A	45 *	17.6±0.3	53.76
14	Mar. 15	A	50 *	17.3±0.3	53.76
15	15	A	50 **	17.3±0.3	17.43
16	15	A	50 **	17.3±0.3	26.14
17	15	A	50 **	17.3±0.3	30.49
18	15	A	50 **	17.3±0.3	34.85
19	15	A	50 **	17.3±0.3	39.58
20	15	A	50 **	17.3±0.3	44.30
21	15	A	50 **	17.3±0.3	53.76
22	Mar. 17	A	50 *	17.3±0.2	34.18
23	17	A	50 *	17.3±0.2	34.18
24	17	A	50 *	21.0±0.1	34.18
25	17	A	50 *	21.0±0.1	34.18
26	17	A	50 *	23.5±0.5	34.18
27	17	A	51 *	23.5±0.5	34.18
28	17	A	50 *	26.7±0.3	34.18
29	17	A	50 *	26.7±0.3	34.18
30	17	A	50 **	17.3±0.2	34.18
31	17	A	50 **	21.0±0.1	34.18
32	17	A	50 **	23.5±0.5	34.18
33	17	A	50 **	26.7±0.3	34.18
34	Mar. 25	A	50 **	17.3±0.2	34.73
35	25	A	50 **	21.0±0.1	34.73
36	25	A	50 **	23.7±0.2	34.73
37	25	A	50 **	26.7±0.2	34.73
38	25	A	50 **	17.3±0.2	30.49
39	Mar. 27	A	50 **	17.2±0.3	17.43
40	27	A	50 **	17.2±0.3	26.14
41	27	A	50 **	17.2±0.3	34.85
42	27	A	50 **	17.2±0.3	39.58
43	27	A	50 **	17.2±0.3	44.30
44	27	A	50 **	17.2±0.3	53.76

*Fixed at hatching. ** Fixed at first-feeding stage.

Table 3. Temperature and salinity conditions maintained during the incubation experiments of Japanese sardine eggs collected from near Tanegashima Island

Trial No.	Sampling date	Egg stage	n	Temperature (°C)	Salinity
1	Mar. 2	B	50	16.2±0.2	34.82
2	2	B	50	16.4±0.1	34.82
3	2	B	51	16.6±0.2	34.82
4	2	B	51	17.2±0.2	34.82
5	2	B	48	17.6±0.2	34.82
6	2	B	50	21.1±0.2	34.82
7	2	B	49	21.3±0.2	34.82
8	2	B	51	21.4±0.2	34.82
9	2	B	50	21.9±0.3	34.82
10	2	B	50	22.1±0.4	34.82
11	2	A	50	17.2±0.2	34.82
12	2	A	50	22.0±0.3	34.82
13	3	A	50	22.1±0.4	34.82

水温（特に高水温）の影響を調べるために、各約50個の卵を塩分濃度34.2または34.7の濾過海水を入れた500 ml容器に収容し、水温を17.3、21.0、23.5、26.7℃前後に設定した恒温水槽内に設置した。また、塩分の影響を調べるために、各約50個の卵を塩分濃度17.4、26.1、30.5、34.9、39.6、44.3、53.8の濾過海水を入れた同容器に収容し、水温16.9～17.9℃の範囲において恒温水槽内でふ化させた（Table 2）。各々の条件下で各4群の実験を行い、この内2群はふ化後にホルマリン固定し、全ふ化率および正常ふ化率（異常仔魚やふ化直後に死亡した個体を除いたもの）を算出した。他の2群は摂餌開始期にS型シオミズツボムシ（以下ワムシ）を与え、その1時間後に固定し、生残率と摂餌率を算出した。摂餌率については、消化管内にワムシあるいはその消化物が明瞭に認められるものを摂餌個体と判断した。

薩南海域産の卵は、西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」によって、1989年3月2～3日に種子島西沖（北緯30° 35.3′，東経130° 51.3′）で採集した。用いたプランクトンネットは口径45 cmの改良型ノルパックネット（森，1989）である。卵採集時の表面水温は20.3℃であった。Baステージの卵各約50個を水温16.2～17.6℃の範囲で5群、21.1～22.1℃の範囲で5群ふ化させた。また、Aaステージ（桑実胚期）の卵各50個を水温17.2℃で1群、22.0～22.1℃で2群ふ化させた。使用した濾過海水の塩分濃度は何れも34.8であった（Table 3）。

結 果

水温の影響

17.3℃区では1群で全ふ化率86%、正常ふ化率74%とやや低い値を示したものの、別の群では各々100%、94%と高く、21.0℃区では全ふ化率は96%と100%、正常ふ化率は94%と98%と2群とも高い値であった。これに対して、23.5℃区では全ふ化率は88.2%と94%、正常ふ化率は76.5%と82%と、特に後者でやや低い傾向がみられた。26.7℃区では全ふ化率は20%と28%と非常に低く、正常ふ化率は0%であった（Fig. 5）。Fig. 6Aは26.7℃区の死亡卵とふ化仔魚を示しているが、ふ化仔魚は全て尾部が極端に湾曲したり、収縮した異常個体であった。

摂餌開始期生残率は17.3℃区では2群とも90%、21.0℃区では92%と98%と高い値を示したのに対し、23.5～23.7℃区では72%と76%とやや低く、26.7℃区では殆どの個体が死亡した結果、0%と4%であった。摂餌率は17.3℃区では54%と68%、21.0℃区では54%と70%と両区ともほぼ同様の値を示した。23.5～23.7℃区では20%と56%で、1群でかなり低い値を示した。また、26.7℃区では摂餌個体は認められなかった（Fig. 7）。

塩分の影響

塩分濃度26.1、30.5、34.9、39.6の4区では全ふ化率は94～100%、正常ふ化率は88～98%と高く、各区の間に大きな差はなかった。また、44.3および53.8区

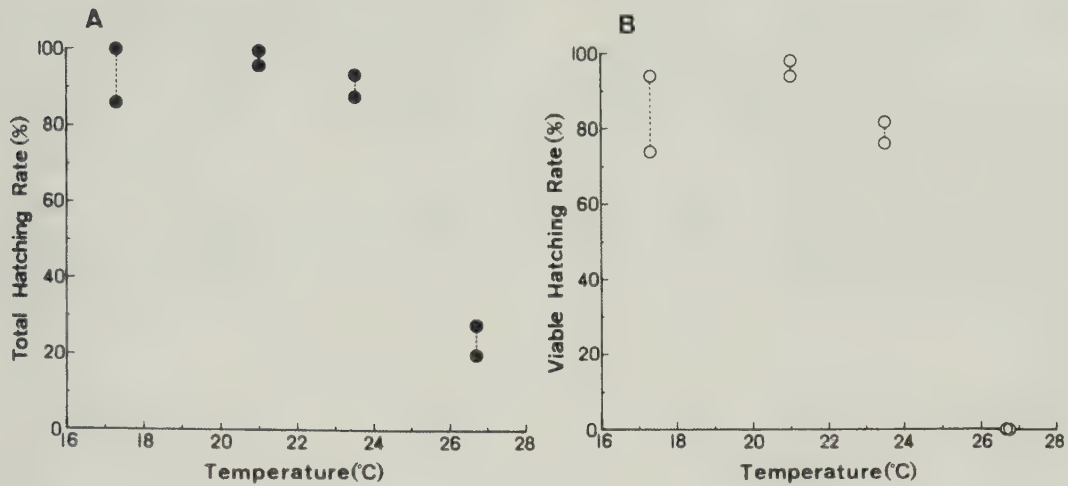


Fig. 5. Effect of temperature on the hatching rate of Japanese sardine eggs. A: total hatching rate. B: viable hatching rate. For details of the experimental conditions, see Table 2.

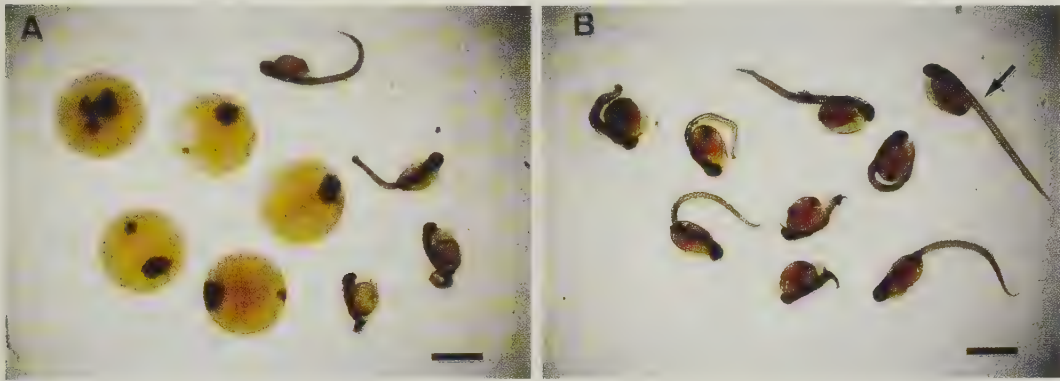


Fig. 6. Dead eggs and abnormal larvae of Japanese sardine observed in the hatching experiments. A: at 26.7°C. B: salinity 17.4. Arrow indicates a normal larva. Scale bars indicate 1 mm.

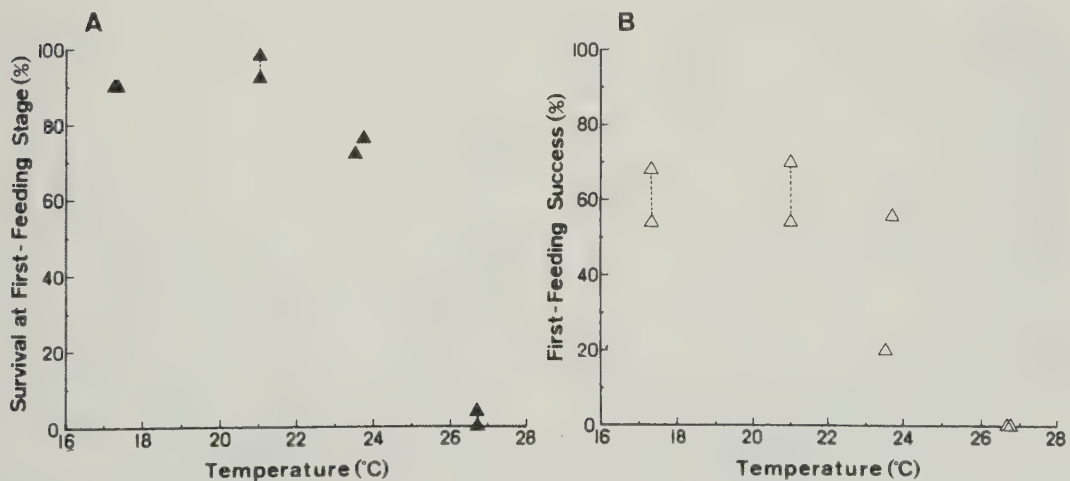


Fig. 7. Effect of temperature on the survival and feeding rates at the first-feeding stage of Japanese sardine larvae. A: survival rate at first-feeding stage. B: rate of first-feeding success. For details of the experimental conditions, see Table 2.

では全ふ化率、正常ふ化率共にやや低い傾向がみられた。一方、17.4区では全ふ化率は80%と84%であったものの、正常ふ化率は10%と32%と非常に低かった (Fig. 8)。Fig. 6Bは17.4区のふ化仔魚を示し、尾部が極端に湾曲した個体が多く認められた。

摂餌開始期生存率は塩分濃度26.1~39.6の4区では84~98%と高い値を示したが、44.3区では58%と86%, 53.8区では50%と58%と生存率が低下する傾向

が認められた。摂餌率は塩分濃度26.1, 30.5, 34.9の3区では約60%前後であったが、これより低塩分域の17.4区や39.6以上の高塩分域では低下する傾向にあった (Fig. 9)。

薩南海域における船上ふ化実験

Baステージから実験を開始した卵の全ふ化率は16.2~17.6℃の低温域で96.0~100% (平均97.6%),

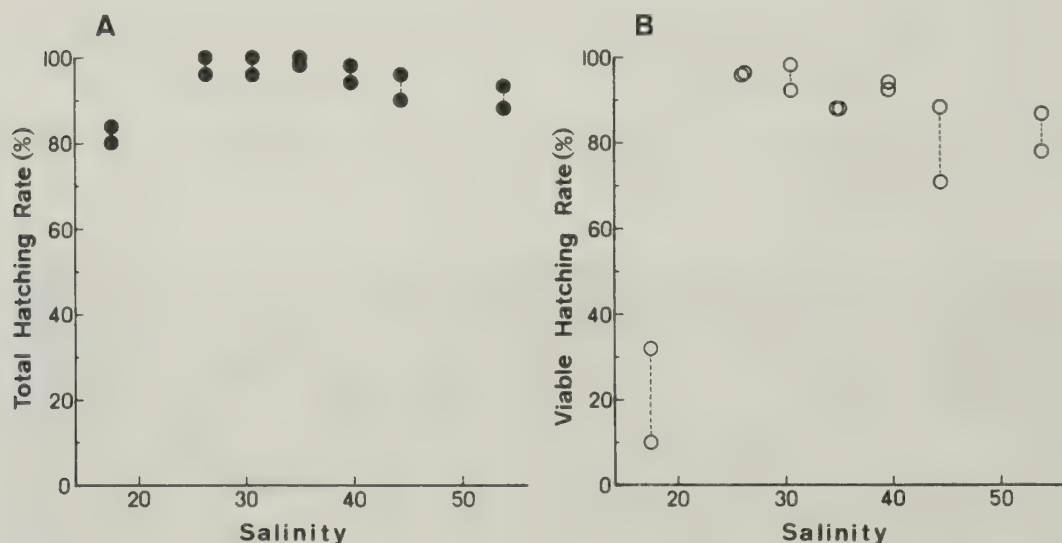


Fig. 8. Effect of salinity on the hatching rate of Japanese sardine eggs. A: total hatching rate. B: viable hatching rate. For details of the experimental conditions, see Table 2.

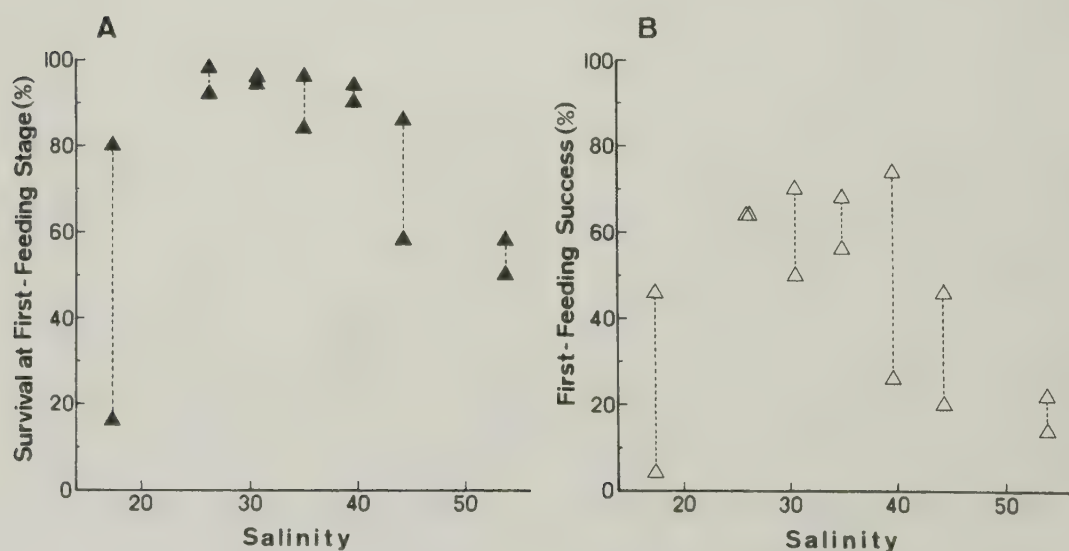


Fig. 9. Effect of salinity on the survival and feeding rates at the first-feeding stage of Japanese sardine larvae. A: survival rate at first-feeding stage. B: rate of first-feeding success. For details of the experimental conditions, see Table 2.

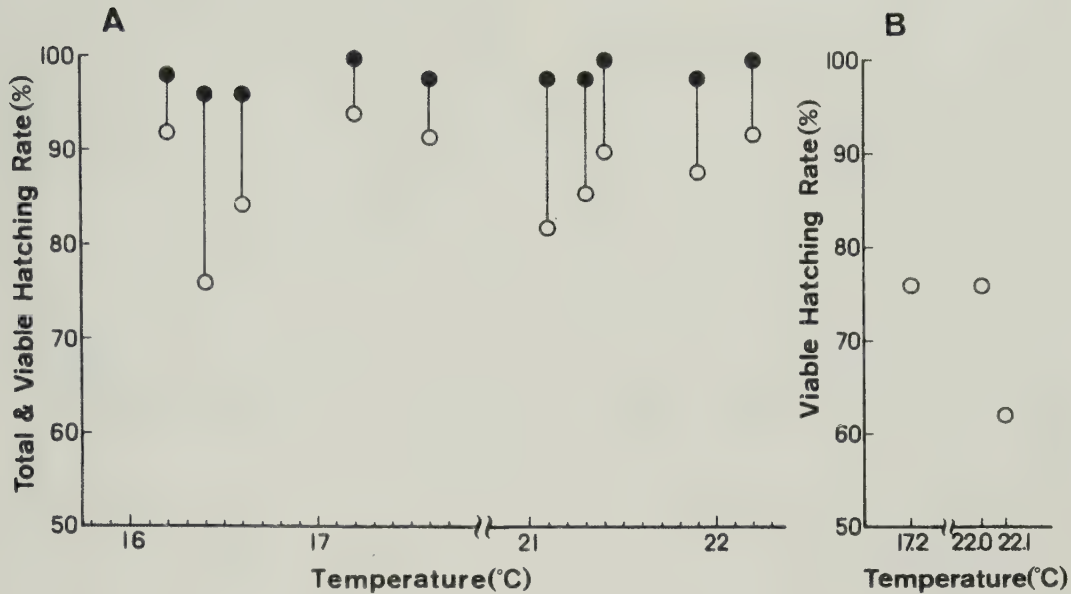


Fig. 10. Effect of temperature on the hatching rate of Japanese sardine eggs collected from near Tanegashima Island. A: total (solid circle) and viable (open circle) hatching rates of eggs incubated from the Ba stage. B: viable hatching rate of eggs incubated from the morula stage. For details of the experimental conditions, see Table 3.

21.1～22.1℃の高温域で98.0～100%（平均98.8%）と高く、両者間で殆ど差はなかった。正常ふ化率はかなりばらつきがあるものの、低温域で76.0～94.1%（平均87.6%）、高温域で82.0～92.0%（平均87.6%）と差は認められなかった（Fig. 10A）。

Aaステージ（桑実胚期）から実験を開始した卵では、実験中に死亡した卵やふ化仔魚が崩壊し、その計数が困難であった。そこで、正常ふ化率のみを示すと、17.2℃区では76%、22.0℃区で76%、22.1℃区で62%とやや低い値であった（Fig. 10B）。

考 察

今回の長崎港近海から採集されたマイワシ卵を用いた実験結果では、17.3～21.0℃の範囲では卵のふ化率や仔魚の生残率等に特に影響を及ぼさないものと考えられた。しかし、23.5℃以上ではふ化率や生残率が低下し、明らかに悪影響が認められた。このことから、卵とふ化仔魚の適水温範囲の上限は21.0～23.5℃の間にあるものと考えられる。また、薩南海域における船上ふ化実験では、Baステージから実験を開始した場合には、22℃台でも高いふ化率を示した。黒田(1991b)は産卵調査資料に基づき、マイワシの産卵およびその後の卵の発生の臨界上限水温を21℃台と推定した。し

かし、本実験からみる限り、少なくともBaステージ以降では21℃の水温がふ化の障害になると思われるなかった。柏木(1989)はシロギス *Sillago japonica* の卵において、ふ化限界温度や同最適温度は産卵水温（環境水温）と相関して変化すると報告している。従って、薩南海域の高水温下で産卵された卵は、他の低水温域で産卵された卵（例えば長崎港近海等）より高い高温耐性を持つ可能性も考えられる。

一方、発育初期の桑実胚期から実験を開始した卵の正常ふ化率は何れの区でもやや低い値を示した。シロギス他数種の魚種では、受精時から胞胚期までと囊胚中期から眼胞形成（原口閉鎖）期までの2期間が水温変化に弱いことが知られている（柏木, 1989）。また、スケトウダラ *Theragra chalcogramma* では桑実胚期までの卵は低水温への変化に対して極めて弱いと報告されている（中谷, 前田, 1984）。従って、マイワシにおいても、卵の発生初期には高水温または低水温や水温変化に対して高い感受性を持つ可能性がある。今回のふ化実験はある程度発育の進んだ天然卵を用いたので、卵の発生初期の温度耐性については不明である。このことを明らかにするためには、水槽内自然産卵または人工受精卵を用いて、卵の発生初期からふ化実験を行う必要がある。また、本研究では特に高水温の影響を調べるために実験条件を設定した。しかし、

Lasker (1964) によると、カリフォルニアマイワシでは13℃未満の水温では仔魚の網膜の色素沈着や顎の形成に支障をきたすと報告されている。従って、更に低水温の影響を詳細に調べる必要がある。

Nakai (1966) は塩分濃度8.6, 17.3, 34.6, 69.2の各海水でマイワシ卵をふ化させた結果、17.3区でふ化率、正常個体生残率等が最も高かったと報告している。

一方、本研究では塩分濃度26.1～39.6の範囲では全ふ化率、正常ふ化率、摂餌開始期生残率等は高い値を示したが、それより低塩分域および高塩分域では各値は低下した。特に、塩分濃度17.4区の正常ふ化率は非常に低く、前述の報告とは全く異なった結果であった。Nakai (1966) の実験は各区に僅か6個の卵を用いたものであり、著者自ら再検討を要するとしているように、疑問の残る結果である。一般に、海産魚の卵ではふ化可能範囲が広く、特に高塩分濃度側の限界レベルが高く、自然界には殆ど存在しない濃度においても正常ふ化率が高いという(柏木, 1989)。また、南アフリカピルチャード *S. ocellata* では、塩分濃度33～36の範囲内では卵の生残に殆ど変化がなかったと報告されている(King, 1977)。本研究結果から、極端な低・高塩分濃度は別にして、マイワシ卵も他の海産魚の卵と同様に高い塩分耐性を持つことが明らかとなった。従って、一般にマイワシ卵が分布する海域において塩分条件がマイワシ卵のふ化や摂餌開始期の生残にとって大きな障害になることは少ないものと考えられる。

第3節 ふ化率等に及ぼす低水温の影響

第2章第2節では17.3℃以上の水温で実験しており、それ以下の低水温の影響については調べられていない。前述のように、カリフォルニアマイワシについては、Lasker (1964) によって低水温による仔魚の発育の障害が確認されている。伊東 (1961) によると日本産マイワシは水温10～20℃で産卵を行っており、また、Nakai and Hattori (1962) は1949～1951年の日本近海の産卵場における発生初期卵の出現から、11.1～19.1℃をマイワシの産卵水温と報告した。従って、10℃前後の産卵が卵仔魚の発育に与える影響について検討する必要がある。なお、本研究の一部は、松岡(2001)によって報告されている。

試料と方法

実験に用いたマイワシ卵は、1992年3月13日と17日に長崎港沖において、第2章第2節に記した方法で採集した。採集時の表面水温は16.1～17.4℃であった。ネット採集物を実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で前

夜に産卵されたとと思われる胚体形成初期の卵(Baステージ)を選別した。1ℓビーカーの海水中に99～101個の卵を入れ、そのビーカーを恒温水槽内に置いてふ化実験を行った。ビーカー内の水温は1時間以内に設定水温に達した。塩分34.64の採集現場の海水をガラス繊維濾紙(Whatman GF/C)で濾過して培養・飼育実験に用いた。設定水温は当初、8℃, 11℃, 14℃, 17℃にする予定であったが、温度計による実測値は $7.3 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$, $10.8 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, $13.8 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$, $17.1 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ となった。ふ化終了時および摂餌開始期に10%海水ホルマリンで固定し、実体顕微鏡下で仔魚の計数や形態観察を行った。摂餌開始期にワムシを与える摂餌実験も合わせて行った。

結果および考察

7.3℃区におけるふ化実験は13日の採集で2回、17日の採集で1回行った。この内2回の実験では約半数の卵が途中で死亡し、残りの卵も胚体の尾部が収縮する等の異常を呈し、ふ化が不可能な状態にあった。全ふ化率は両者とも0%であった。3回目の実験では62%がふ化したが、尾部の収縮や湾曲が認められ、正常ふ化率は0%であった(Fig. 11)。

10.8℃でのふ化実験は2回行った。1回目の実験では全ふ化率は98%と高かったが、正常ふ化率は90%で、尾部の収縮・湾曲個体が8%認められた。2回目の実験では全ふ化率99%、正常ふ化率97%と高かったが、少数の尾部収縮・湾曲個体や未ふ化卵があった(Fig. 11)。

13.8℃区では2回の実験の全ふ化率が99%と99%、正常ふ化率が98%と99%と高い値を示した。17.1℃区でも同様に、2回の実験の全ふ化率が98%と100%、正常ふ化率が97%と98%と高かった(Fig. 11)。

摂餌開始期までの生残実験では、7.3℃区ではこの期間内に全て死亡した。10.8℃区では生残率は65%と89%であった。これらの仔魚の中には正常仔魚より発育が遅れ、まだ卵黄を持っている個体も含まれていた。13.8℃区では95%と98%、17.1℃区では96%と97%の仔魚が正常に生き残った(Fig. 12)。

図には示していないが、摂餌開始期にワムシを投餌した実験では、10.8℃区では34%の仔魚が摂餌した。10.8℃から13.8℃に水温を上昇させた後に投餌した実験区では、38%の仔魚が摂餌した。逆に13.8℃から10.8℃に水温を低下させた後に投餌した実験区では22%の仔魚が摂餌した。13.8℃区では35%の仔魚が摂餌した。これらの実験では各区の摂餌率の間に明瞭な違いは見出せなかった。今回は17.1℃区での摂餌実験

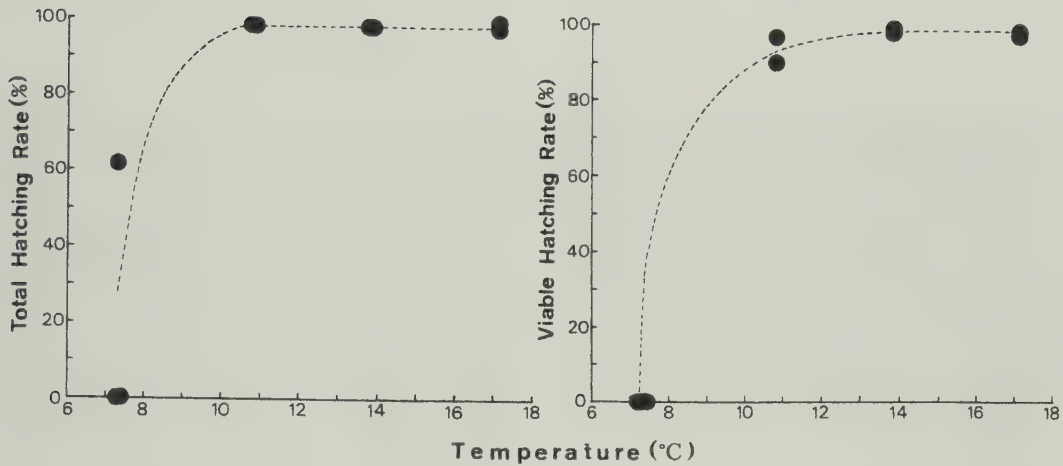


Fig. 11. Total hatching rate (left) and viable hatching rate (right) against temperature (°C) of Japanese sardine eggs.

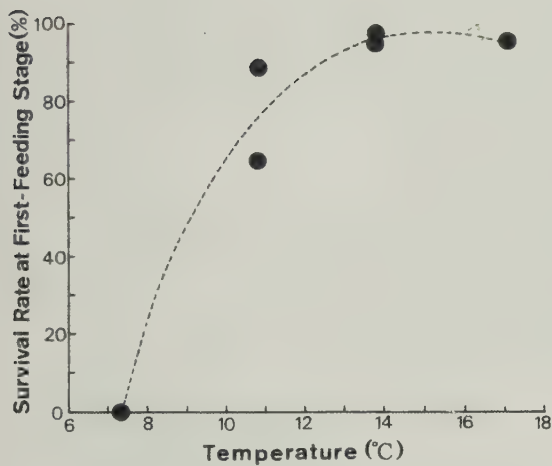


Fig. 12. Survival rate at first-feeding stage under different temperature in Japanese sardine.

は行わなかったが、第2章第2節の実験では17.3°Cで平均61%の仔魚が摂餌した。この値に比べると今回の水温域での摂餌率はやや低かった。

前述のように、カルフォルニアマイワシは14°C未満ではふ化仔魚の死亡率が非常に高く、13°C未満では網膜の色素沈着や顎の形成に支障が出ると報告されている (Lasker, 1964)。今回の実験では、13.8°Cではほぼ正常にふ化し、摂餌開始期生残率も高く、摂餌も行った。10.8°C区では全ふ化率は高かったが、尾部の収縮・湾曲した異常仔魚がみられた。また、摂餌開始期生残率は13.8°C区に比べて明らかに低かった。しかし、このような低温下でも34%の仔魚の摂餌が可能であっ

た。7.3°C区はマイワシ卵・仔魚にとって生存不可能な水温であった。以上のことから、カルフォルニアマイワシと比較すると、日本産マイワシはより低い温度で発育が可能であることが分かった。Lasker (1964) はカルフォルニアマイワシ卵の採集時の海表面水温は12.8~22.2°Cであったと報告している。この水温範囲は前述の日本産マイワシの産卵水温 (10~20°C [伊東, 1961], 11.1~19.1°C [Nakai and Hattori, 1962]) に比べるとやや高い。従って、日本産マイワシはカルフォルニアマイワシに比べてより低い温度で産卵し発育するように適応しているものと考えられる。

一方、日本産マイワシの産卵水温の下限は10°C (伊東, 1961) および11.1°C (Nakai and Hattori, 1962) であったが、このような低水温は、今回の実験結果からみるとマイワシ卵・仔魚の正常な発育にとっては低すぎると思われる。10.8°C区での摂餌開始期までの生残率は13.8°Cに比べて明らかに低かった。また、まだ卵黄を持ち頭部の発育の遅れた個体も見出された。これらのことから、10~11.1°C付近で産卵されたものは、その後の生残率が低下する可能性がある。

第4節 仔魚の発育と成長

マイワシ属魚類のふ化・飼育に関しては、カリフォルニアマイワシではかなり以前から行われ (Miller, 1952; Lasker, 1962; Schumann, 1965), Anon. (1967) は6.4-10.2 cmまで育てることに成功している。その後、南アフリカピルチャード、チリピルチャード *S. sagax* およびニュージーランドピルチャードでも主に天然卵を用いたふ化・飼育実験が行われている

(Baker, 1972 ; King, 1977 ; Garreton and Balbontin, 1982 ; Brownell, 1983 ; Uriarte and Balbontin, 1987)。日本産マイワシでは、卵とふ化仔魚の記載のための飼育は古くから行われているが(西川, 1903 ; 神谷, 1916 ; 内田, 1943 ; 小林, 1944), 詳細な報告としては Nakai (1962a, b) の研究が知られているにすぎない。しかし, この場合も, 受精後8日で摂餌せずに全て死亡している。最近では, 土佐湾産の卵でも仔魚飼育がなされた (Hayashi *et al.*, 1989)。本節は, 長崎港近海で採集された卵を用いてふ化・飼育実験を行ったものである。なお, 本研究の一部は, 松岡, 三谷 (1989) によって報告されている。

試料と方法

卵の採集は1988年3月14日, 19日, 28日に, Fig. 4に示した海域で, 第2章第2節に記した方法で行った。採集時刻はほぼ08時30分から12時30分の間であり, 採集時の表面水温は16.9~17.3℃ (14日), 16.3~16.8℃ (19日), 15.6~16.2℃ (28日) であった。採集物は3ℓ標本瓶に入れて研究室に持ち帰り, 実体顕微鏡下でマイワシ卵を発育段階毎に選別した。飼育実験は, 恒温水槽内に設置した1ℓビーカーおよび5ℓ円形水槽を用いて, 水温17.8(±0.3)℃で行った。前者に100個, 後者に350個の卵を収容し, 仔魚には摂餌開始期から油脂酵母およびナンノクロロブシスで培養したワムシを投餌した。飼育水には少量のナンノクロロブシスを加えた。通気すると表面で死亡する個体が認められたため, 途中で中止した。ほぼ毎日, 底層の塵や糞を除去すると共に, 1/10から1/5の換水を行った。

また, 仔魚の飢餓耐性を調べるために, ふ化後4日目(摂餌開始日), 8日目, 12日目, 17日目から絶食実験を行った。濾過海水を満たした1ℓビーカーに収容した仔魚の遊泳力が低下し, 死亡個体が認められた時点で10%海水ホルマリン固定した。仔魚の全長はMS222で麻酔した後, 実体顕微鏡に取り付けた測定装置を用いて0.05 mmまで計測した。ホルマリン固定後の全長も同様の測定装置で計測した。

結 果

ふ化直後の仔魚は大きな卵黄と1個の油球を有し, その生時平均全長は3.44 mm (3.25~3.60 mm, n=10) であり, 固定後の測定では3.28 mm (3.05~3.45 mm, n=20) であった (Fig. 13A)。ふ化後1日+17.5時間の仔魚では, 網膜に僅かに色素が沈着していた。卵黄はまだ比較的大きく, 油球の大きさには個体に

よりかなり差があった (Fig. 13B)。Fig. 13C はふ化後2日+12時間の仔魚である。摂餌開始日の前日に当たり, 黒色の網膜を持ち, 口は開口していたが, まだ動いていなかった。卵黄は少し残り, 油球は非常に小さくなっていた。仔魚の姿勢は頭を下にした浮遊状態であった。ふ化後4日目の朝には体を水平に保ち, 他のシラス型仔魚と同様に体をS字型に曲げて餌に飛びつく行動を示した。摂餌開始期の固定後全長は約5.7 mm であった。摂餌開始当初はワムシの中でもより小型のものを捕食していたが, 次第に比較的大きなワムシも消化管内に認められるようになった (Fig. 13D)。Fig. 13E はふ化後8日目, 生時全長8.25 mmの仔魚である。ふ化後17日目, 同12.00 mmの仔魚では尾鰭や背鰭の担鰭骨や鰭条の原基が形成され, 後期仔魚期の後半に入っていた (Fig. 13F)。

Fig. 14A は1ℓビーカーで飼育した場合の成長を示したもので, ふ化後12日目に固定後平均全長7.47 mm (6.25~8.60 mm, n=11) となった。Fig. 14B は5ℓ水槽で飼育した場合の成長で, ふ化後17日目には同9.87 mm (8.50~11.95 mm, n=20) に達した。

摂餌開始期より絶食状態においたものでは, 急激な全長の減少が認められた (Fig. 14A)。約2日間絶食させた後に投餌したところ, 一部の個体は摂餌したが, 大部分は頭を下にしているか, S字型行動を示しても餌に飛びつかないものが多かった。Fig. 13G はふ化後7日目, 絶食約3日の仔魚である。体は非常に細くなり, 殆ど遊泳力はなく, ただ海水の中を浮遊しているという瀕死の状態である。ふ化後8日目, 12日目, 17日目から絶食させたものでは3~4日で上述のような瀕死状態となった (Fig. 14B)。Fig. 13H はふ化後20日目, 固定後全長12.80 mm, 絶食約3日の仔魚である。この仔魚では, 脊索末端が上方に屈曲しており, 下尾骨軟骨や背鰭の原基も形成され始めており, 後述の仔魚Ⅱ相 (Fig. 78) に入っていた。

考 察

今回の飼育は1ℓビーカーと5ℓ水槽を用いた小規模なものであったが, ふ化後17日目までで最大全長11.95 mmの仔魚が得られた。1990年の飼育では29日目まで飼育を行い, 最大で全長20 mmとなった。これらの結果は, 小規模な飼育故に天然海域での成長よりかなり劣っているものと考えられる。マイワシ仔魚は摂餌開始期より活発にワムシを捕食し, 特に飼育が困難な魚種とは思われなかった。しかし, 通気や換水を行った際に気泡が体表面に付着して死亡する個体が比較的多く認められたため, より大規模に長期間飼育

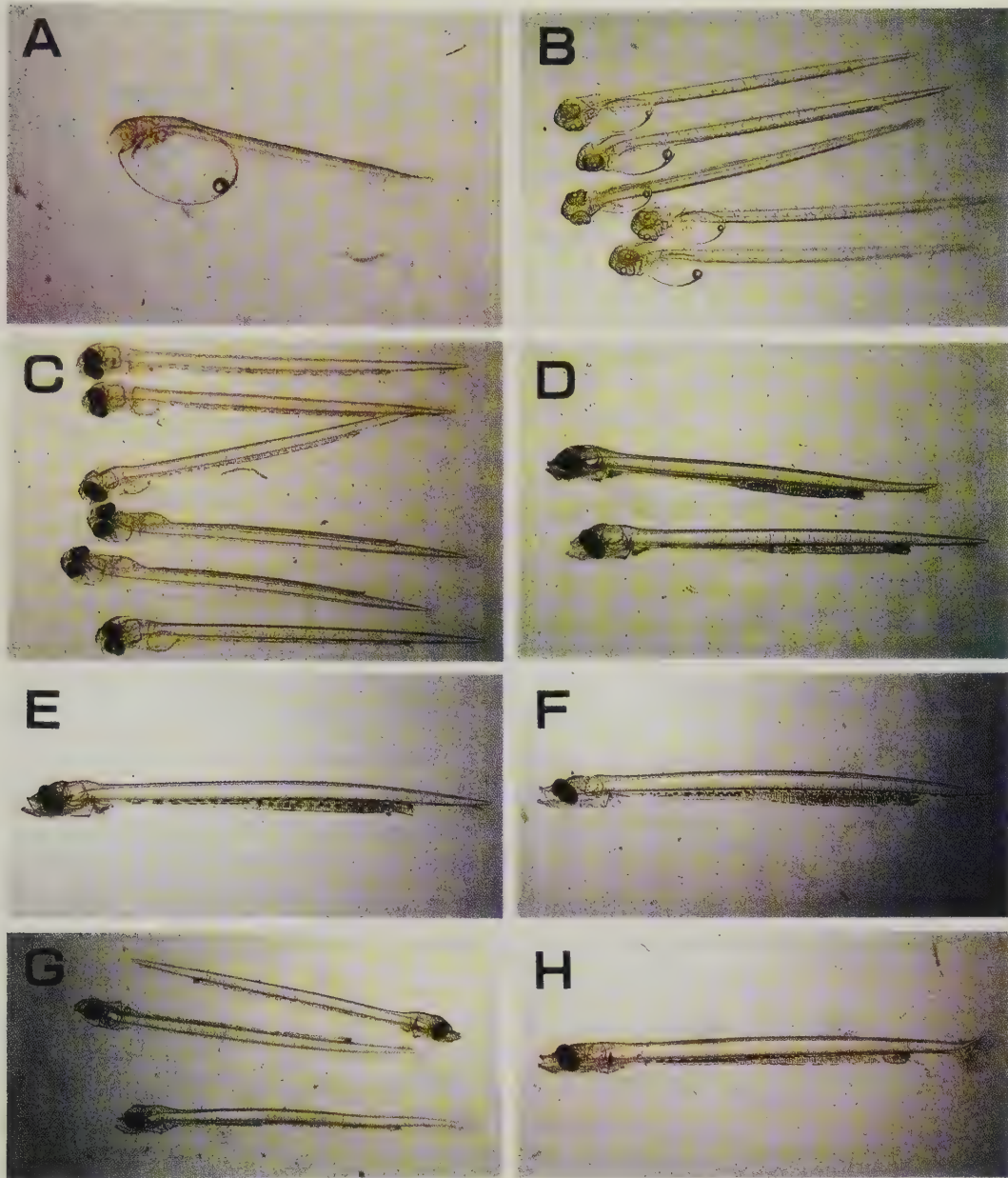


Fig. 13. Photographs of reared larvae of Japanese sardine. A: immediately after hatching. About 3.4 mm in total length (TL). B: 1 day and 17.5 hours old after hatching. About 5.4 mm TL. C: 2 days and 12 hours old. About 5.8 mm TL. D: 3 days and 19.5 hours old. 6.1 and 6.0 mm TL. At the day of first-feeding. E: 7 days and 14.5 hours old. 8.25 mm TL. F: 16 days and 17 hours old. 12.0 mm TL. G: starved larvae for 3 days from first-feeding stage. 6 days and 9 hours old. H: starved larva for about 3 days from the 17th day after hatching. 19 days and 18 hours old. 12.8 mm TL.

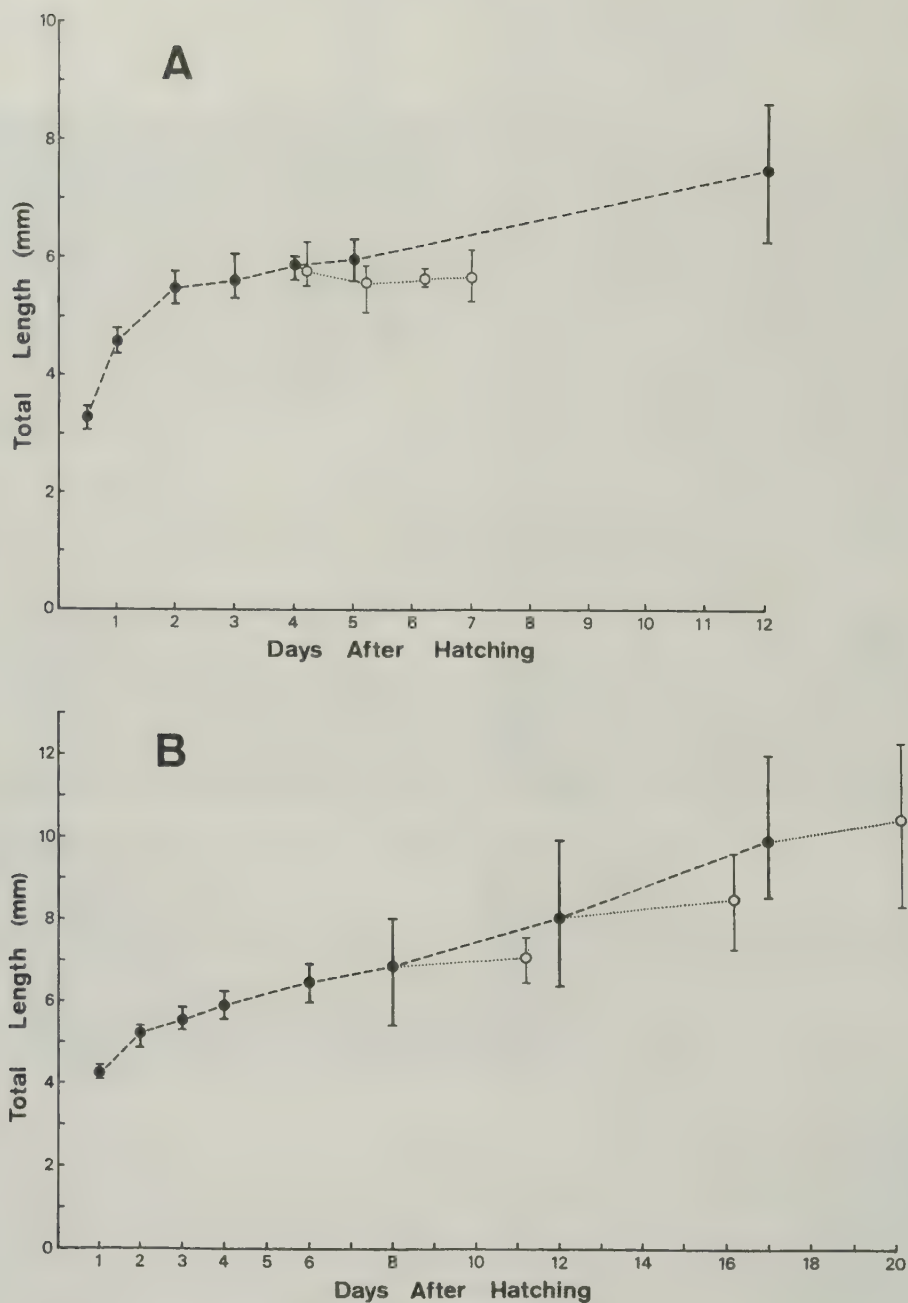


Fig. 14. Growth of reared larvae of Japanese sardine. A: 1 l beaker. B: 5 l glass container. Solid circle shows average total length after fixation and open circle shows that of starved larvae. Vertical line shows the average.

するためには水質の保持のための工夫が必要であろう。

摂餌開始期のマイワシ仔魚は約2日間の絶食後に餌を与えられても、多くの個体は摂餌できなかった。すなわち、この時点で既に“Point of No Return(絶食後、投餌して50%の個体が摂餌する期間)”(Blaxter and Hempel, 1963)を過ぎているものと考えられた。更に成長した仔魚でも3~4日で瀕死の状態に達した。天然海域における仔稚魚の生残状況を詳細に把握するた

めには、発育段階の異なる仔稚魚について、様々な水温下での“Point of No Return”に達する期間を精査する必要がある。同属魚のチリピルチャードの仔魚では絶食に伴う形態および組織学的変化の過程が調べられた(Uriarte and Balbontin, 1987)。天然海域における飢餓による減耗率を推定するためには、日本産マイワシでもこのような検討が重要である。

第5節 骨格の形成過程

Dingerkus and Uhler (1977) が簡便な軟骨・硬骨二重染色法を開発して以来、真骨魚類の軟骨・硬骨の発達に関する知見が増加している（例えば、Fritzsch and Johnson, 1980；松岡, 1982；Kohno and Taki, 1983；Matsuoka, 1985, 1987；Potthoff and Tellock, 1993；Kohno *et al.*, 1996a, b）。Matsuoka (1987) はマダイ *Pagrus major* の骨格と骨格筋の発達過程を基に摂餌・遊泳機能や発育段階について検討した。最近、Kohno *et al.* (1996a, b) は *Lates calcarifer* とミルクフィッシュの初期発育仔魚の骨格形成に基づいて摂餌機能を検討した。

ニシン科魚類では、成魚の骨格系の記載はカルフォルニアマイワシ (Phillips, 1942), ニシン科魚類 (Clupeidae) (Chapman, 1944), ウルメイワシ (Chapman, 1948), *Sierrathrissa leonensis* (Whitehead and Teugels, 1985) および *Sundasanx* (Siebert, 1997) 等で行われている。ニシン科魚類の骨格形成過程、特に脊柱と尾骨についてはニシン *Clupea harengus* (Ramanujam, 1929), *C. pallasii* (Gwyn, 1940), *Harengula jaguana* (Houde *et al.*, 1974), *Opisthonema oglinum* (Richards *et al.*, 1974) で研究されている。しかし、マイワシ属における骨格形成過程は殆ど知られていない (McGowan and Berry, 1984)。

本節では日本産マイワシの鱗以外の全ての骨格の発達過程について初期発現から完成に至るまでを詳細に記載し、発達の特徴について考察した。なお、本研究の一部は、Matsuoka (1997) によって報告されている。

試料と方法

本研究では、ふ化直後から体長167 mm までの約200 個体の様々な発育段階の標本を用いた。プランクトンネットで採集した卵を培養し、ふ化した仔魚を13日間飼育した。天然仔魚はプランクトンネット採集および集魚灯を用いた掬い網採集によって得た。大型標本はまき網による漁獲物から得た。

10% 海水ホルマリンで固定した標本を95% エチルアルコール中で保存し、Dingerkus and Uhler (1977) の方法をやや改変して軟骨・硬骨二重染色透明標本作製した。脊索長（以下NL）（17 mm 未満の標本に使用し、吻端から脊索末端までの距離を示す）または体長（以下SL）（17 mm 以上の標本に使用し、吻端から下尾骨後端までの距離を示す）は透明標本作製後に計測した。全骨格要素の詳細な観察は5 個体の飼育標本（3.4～6.9 mm NL）と27 個体の天然標本（7.6

mm NL～167 mm SL）を解剖して行った。天然魚の小型標本は採集時の破損が多いため使用できなかった。

骨格系の観察は実体顕微鏡下で行った。各骨の名称はMatsuoka (1985, 1987) および藤田(1990)に従った。

結 果

頭蓋骨

ふ化直後の仔魚（3.4 mm NL）には軟骨も硬骨もなかった。頭部骨格の一部はふ化後53時間の仔魚（4.2 mm NL）で形成が開始されるとともに、口もでき始めた。摂餌開始期（ふ化後77時間, 5.5 mm NL, Fig. 15A）では篩軟骨板、梁軟骨および耳朶の腹側部の頭蓋骨底部が軟骨化し、互いに連結した。次に旁索軟骨と耳殻軟骨の腹側部が後方へ伸長し、耳殻の後部が軟骨化した（Fig. 15B）。

耳殻軟骨は18.4 mm SL までに完成した（Fig. 15C）。Ectethmoid bar, supraorbital bar, epiphysal tectum および篩軟骨は軟骨化し、副蝶形骨は頭蓋骨底部で膜骨化した。外後頭骨、基底後頭骨、篩骨および翼耳骨は20.0 mm SL までに骨化した。

前頭骨、頭頂骨および鋤骨は23.05 mm SL で膜骨化した。同時に翼蝶形骨と眼窩蝶形骨が軟骨化し、前耳骨と上後頭骨が骨化し始めた。25.05 mm SL では蝶形骨、側篩骨、上耳骨、翼蝶形骨および基蝶形骨が骨化し、間在骨が膜骨として形成された（Fig. 15D）。眼窩蝶形骨の軟骨は28.4 mm SL までに骨化した。この段階で頭蓋骨の全ての骨格要素が出現したが、まだ広い軟骨域が存在していた。

Fig. 15E は109 mm SL の完成した頭蓋骨を示している。

舌弓

下舌骨、角舌骨-上舌骨および間舌骨の各軟骨は摂餌開始期（5.5 mm NL, Fig. 16 A）には存在し、16.55 mm NL (Fig. 16B) でもほぼ同じ状態であった。基舌骨は11.85 mm NL で軟骨化した（Fig. 16C, 18.4 mm SL）。

角舌骨は角舌骨-上舌骨軟骨の前方において17.6 mm SL で骨化した（Fig. 16C, 18.4 mm SL）。下方の下舌骨は下舌骨軟骨の下側で骨化し、上舌骨は角舌骨-上舌骨軟骨の後方において19.6 mm SL で骨化した。間舌骨軟骨もこの時期に骨化した。上方の下舌骨は25.05 mm SL (Fig. 16D) で下舌骨軟骨の上方において骨化した。また、基舌骨は28.4 mm SL までに3 個の小さい歯を備えていた。基舌骨の前方の軟骨は

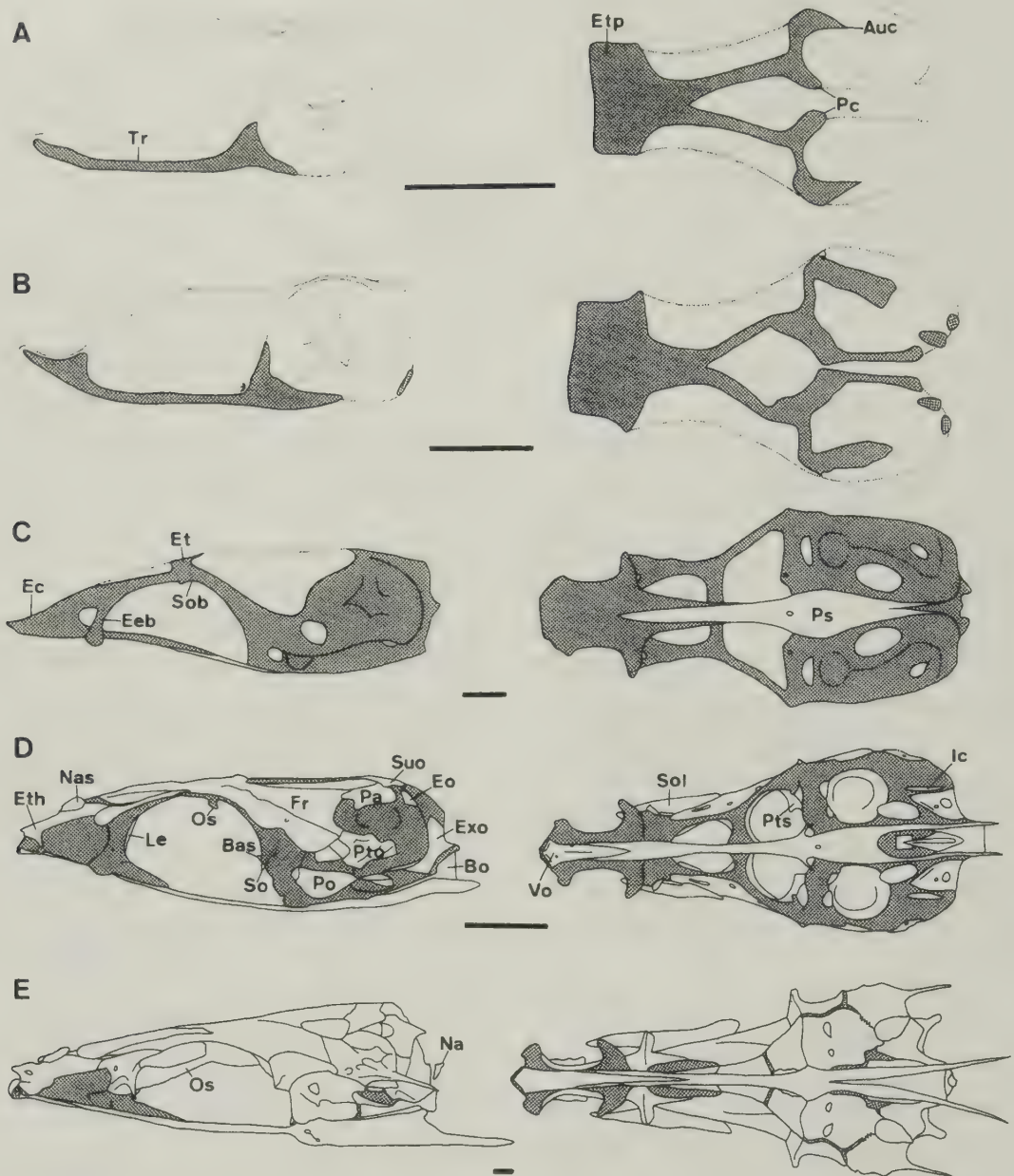


Fig. 15. Development of the neurocranium in Japanese sardine. A: 5.5 mm in notochord length (NL). B: 7.6 mm NL. C: 18.4 mm in standard length (SL). D: 25.05 mm SL. E: 109 mm SL. Left, lateral view; right, ventral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Auc, auditory capsule; Bas, basisphenoid; Bo, basioccipital; Ec, ethmoid cartilage; Eeb, ectethmoid bar; Eo, epiotic; Et, epiphysial tectum; Eth, ethmoid; Etp, ethmoid plate; Exo, exoccipital; Fr, frontal; Ic, intercalar; Le, lateral ethmoid; Na, isolated neural arch; Nas, nasal; Os, orbitosphenoid; Pa, parietal; Pc, parachordal; Po, prootic; Ps, parasphenoid; Pto, pterotic; Pts, ptersphenoid; So, sphenotic; Sob, supraorbital bar; Sol, supraorbital; Suo, supraoccipital; Tr, trabecula; Vo, vomer; Scale bars indicate 0.3 mm (A, B, C) and 1 mm (D, E).

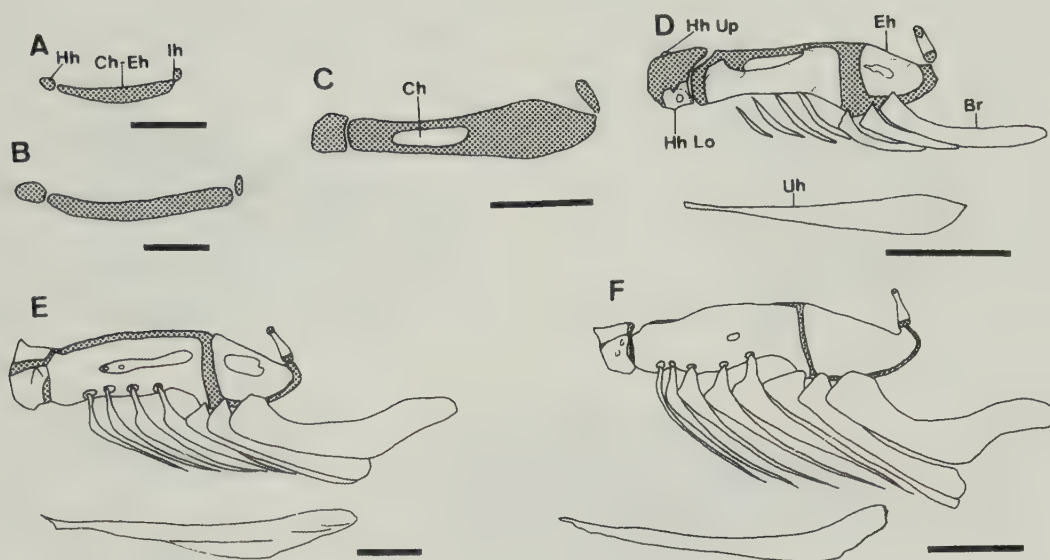


Fig. 16. Development of the hyoid arch in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 7.6 mm NL. C: 18.4 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 38.3 mm SL. F: 109 mm SL. Lateral view. Basihyal shown in Fig. 17. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Br, branchiostegal ray; Ch, ceratohyal; Ch-Eh, ceratohyal-epihyal cartilage; Eh, epihyal; Hh, hypohyal; Hh Lo, hypohyal lower; Hh Up, hypohyal upper; Ih, internyal; Uh, urohyal. Scale bars indicate 0.2 mm (A, B), 0.5 mm (C), 1 mm (D, E) and 5 mm (F).

44.4 mm SL で初めて観察された (Fig. 16E, 109 mm SL)。

鰓条骨は21 mm SL で初めて3本観察され, 23.05 mm SL では5本となった。25.05 mm SL までには7または8本の定数に達し (Fig. 16D), 後方の鰓条骨は成長に伴って幅が広がった (Fig. 16E, F)。尾舌骨は23.05 mm SL で膜骨化した (Fig. 16D, 25.05 mm SL)。

上鰓弓および下鰓弓

基鰓骨, 3対の下鰓骨 (第1から第3) および4対の角鰓骨 (第1から第4) の各軟骨が5.5 mm NL で存在していた。基鰓骨は3部位に分かれ, また, 上鰓弓は全く形成されていなかった (Fig. 17A)。

1対の下咽頭骨軟骨と下咽頭歯は5.95 mm NL で初めて認められた。第4下鰓骨軟骨は7.6 mm NL までに形成された (Fig. 17B)。これは後に第4角鰓骨と癒合した (Fig. 17D)。

3個の独立した基鰓骨軟骨は18.4 mm SL には連結して棒状となった。基鰓骨の独立軟骨は10.5 mm NL に基鰓骨後方に現れ (Fig. 17C, 18.4 mm SL), 観察した最大個体 (167 mm SL) でも軟骨のままであった (Fig. 17E)。

角鰓骨の骨化は19.6 mm SL で始まり, 28.4 mm SL までに4対が骨化した。基鰓骨は19.6 mm SL で中央部が骨化し, 25.05 mm SL には3部位の骨化が認められた (Fig. 17D)。第1下鰓骨は25.05 mm SL で骨化した (Fig. 17D), 他の3対は28.4 mm SL までに骨化した。28.4 mm SL では下咽頭骨が骨化し, 下鰓弓の全ての骨格要素が完成した。

上鰓弓の構成要素である上咽頭歯は8.0 mm NL に初めて認められた。第4咽鰓骨は10.2 mm NL で, 第2, 3咽鰓骨は17.6 mm SL で軟骨化した。第3上鰓骨軟骨は15.15 mm NL で形成され, 第1, 2, 4上鰓骨軟骨は17.6 mm SL までに現れた。第4上鰓骨の後方に小さい軟骨が形成され (Fig. 17C, 矢印), 後に第4上鰓骨と癒合した (Fig. 17D)。

懸垂咽頭骨は25.05 mm SL で軟骨化し (Fig. 17D), 33.2 mm SL までに骨化した。咽鰓骨と上鰓骨は28.4 mm SL までに全て骨化した。第4上鰓骨の独立軟骨は33.2 mm SL までに形成され, 第1上鰓骨前方の軟骨は44.3 mm SL までに認められた。これらの軟骨は更に成長しても軟骨のまま留まっていた (Fig. 17E)。

鰓耙は13 mm NL では4対の角鰓骨と1対の下咽頭骨に存在しており, 後に19.6 mm SL には第1, 2上

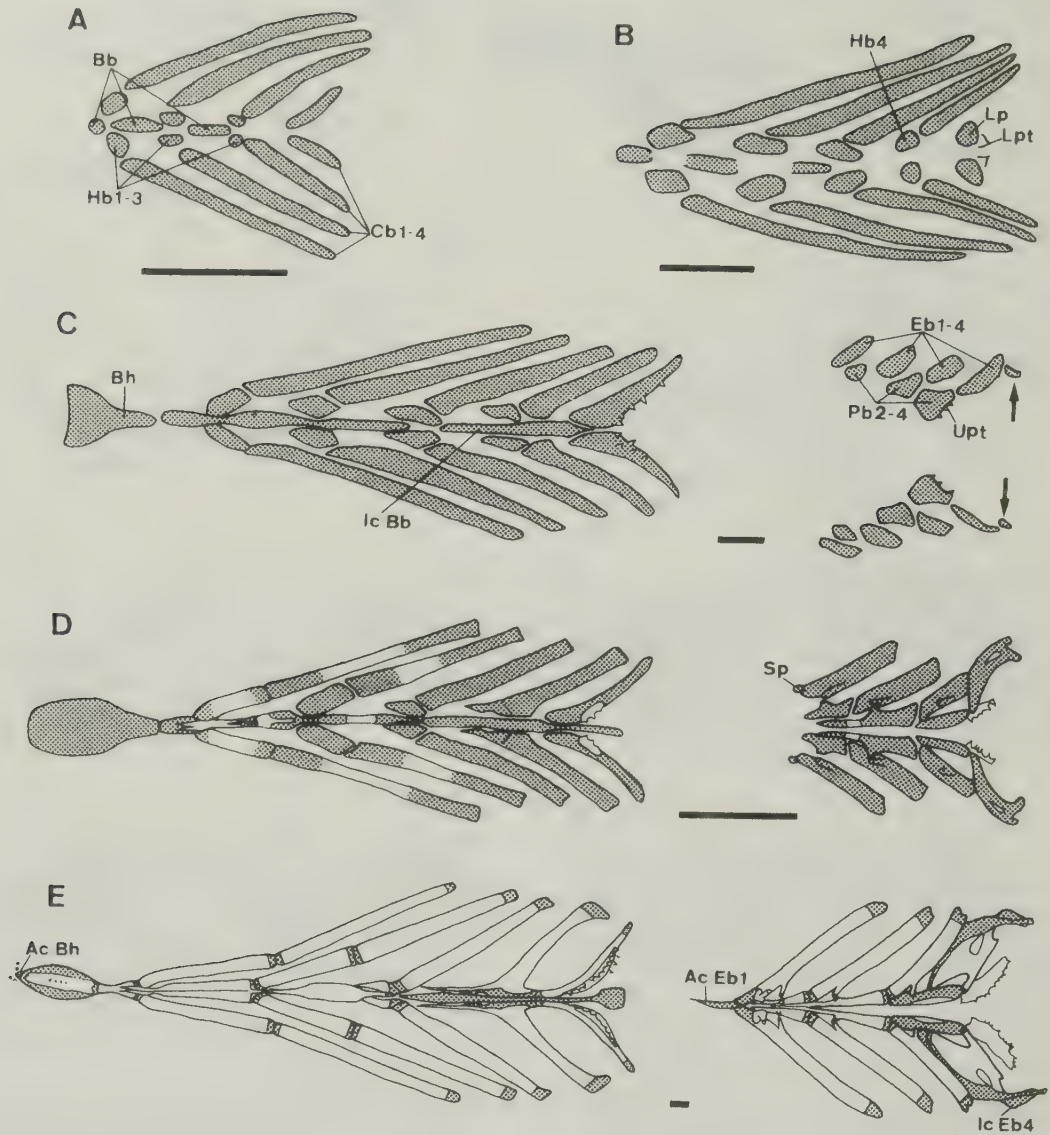


Fig. 17. Development of upper and lower branchial arches in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 7.6 mm NL. C: 18.4 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 109 mm SL. Dorsal view. A and B are lower branchial arches. In C-E, lower arches shown on the left and upper arches on the right. Gill rakers removed in C-E. Arrows indicate the cartilages later fused with the fourth epibranchials. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Ac Bh, anterior cartilage of basihyal; Ac Eb 1, anterior cartilage of epibranchial 1; Bb, basibranchial; Bh, basihyal; Cb, ceratobranchial; Eb, epibranchial; Hb, hypobranchial; Ic Bb, isolated cartilage of basibranchial; Ic Eb 4, isolated cartilage of epibranchial 4; Lp, lower pharyngeal; Lpt, lower pharyngeal teeth; Pb, pharyngobranchial; Sp, suspensory pharyngeal; Upt, upper pharyngeal teeth. Scale bars indicate 0.2 mm (A, B, C) and 1 mm (D, E).

鰓骨上に、また、23.05 mm SL までには第3、4上鰓骨上に形成された。微小な棘の塊を持った棘突起が25 mm SL 頃に鰓耙上に発達した。

鞏膜骨および眼周辺骨

鞏膜骨軟骨は10.0 mm NL で初めて観察された (Fig. 18A, 18.4 mm SL)。25.05 mm SL では鞏膜骨軟骨の前方と後方の一部が骨化し (Fig. 18B), これらの骨化部は成長に伴って上下に広がった (Fig. 18C, D)。

23.05 mm SL では眼上骨 (Fig. 15D), 涙骨および5個の眼下骨が膜骨化した。6個目の眼下骨は25.05 mm SL までに形成され (Fig. 18B), 鼻骨も膜骨化した (Fig. 15D)。

上顎および下顎

5.5 mm NL ではメッケル氏軟骨が下顎を縁取り、上顎には細い主上顎骨が膜骨化していた (Fig. 19A)。

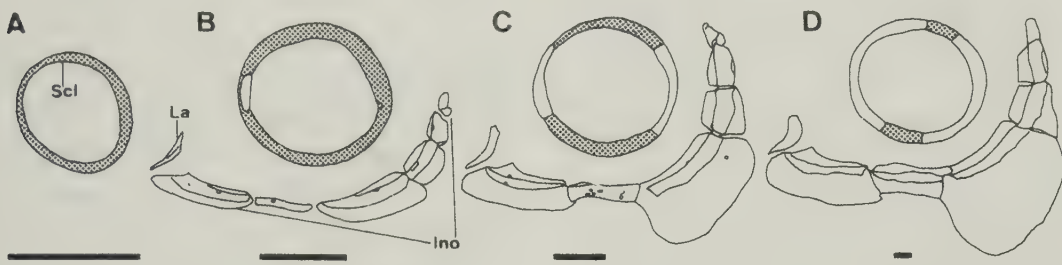


Fig. 18. Development of sclerotic and infraorbital bones in Japanese sardine. A: 18.4 mm SL. B: 25.05 mm SL. C: 38.3 mm SL. D: 109 mm SL. Lateral view. Supraorbital shown in Fig. 15. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Ino, infraorbital; La, lachrymal; Scl, sclerotic. Scale bars indicate 1 mm.

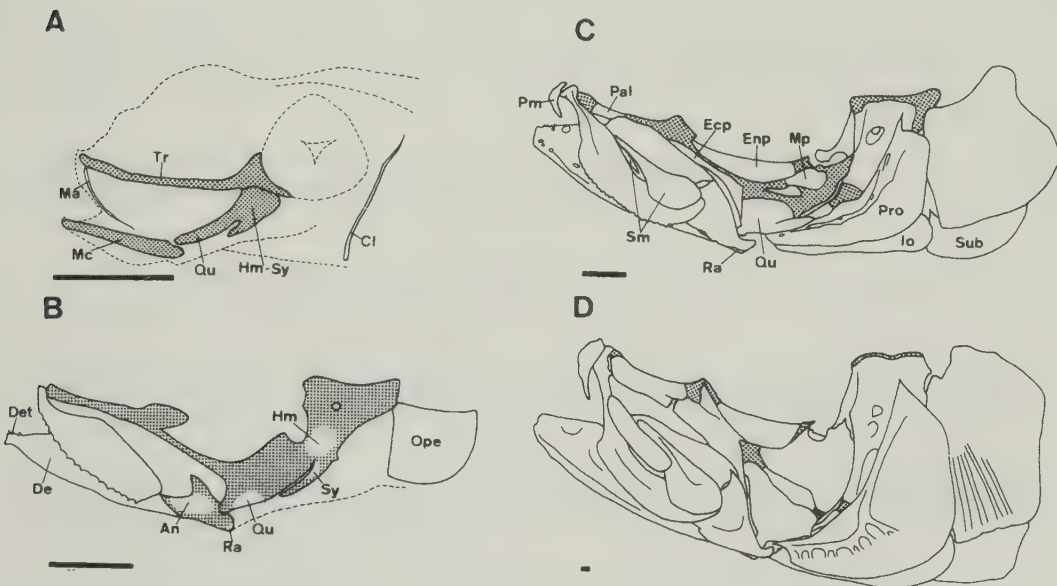


Fig. 19. Development of upper and lower jaws, suspensorium and opercular bones in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 18.4 mm SL. C: 25.05 mm SL. D: 109 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. An, angular; Cl, cleithrum; De, dentary; Det, dentary teeth; Ecp, ectopterygoid; Enp, endopterygoid; Hm, hyomandibular; Hm-Sy, hyomandibular-symplectic cartilage; Io, interopercle; Ma, maxillary; Mc, Meckel's cartilage; Mp, metapterygoid; Ope, opercle; Pal, palatine; Pm, premaxillary; Pro, preopercle; Qu, quadrate; Ra, retroarticular; Sm, supramaxillary; Sub, subopercle; Sy, symplectic; Tr, trabecula. Scale bars indicate 0.3 mm (A) and 0.5 mm (B, C, D).

10.5 mm NL では左に 2 本、右に 3 本の歯を備えた歯骨がメッケル氏軟骨の側面において膜骨化した。角骨と後関節骨は 18.4 mm SL にメッケル氏軟骨の後方で骨化した (Fig. 19B)。23.05 mm SL では前上顎骨と上主上顎骨が膜骨化した。板状骨 (内側にあるため図には示していない) はメッケル氏軟骨の後方中間部位で骨化した。最初に形成されたものとは別の小さい上主上顎骨が 25.05 mm SL では認められた。

歯骨の歯は 60.3 mm SL では認められたが、73.7 mm SL 以上では明らかでなかった (Fig. 19D, 109 mm SL)。歯骨の歯の消失はマイワシの骨格形成における最後の変化であった。

懸垂骨

1. 口蓋部

5.5 mm NL では舌顎骨-接続骨-方骨の軟骨が連結していた (Fig. 19A)。口蓋骨の軟骨は 12.4 mm NL までに形成され、後翼状骨部位が 17.6 mm SL で軟骨化した (Fig. 19B, 18.4 mm SL)。

方骨は 17.6 mm SL で、口蓋骨は 25.05 mm SL で各々骨化した。内翼状骨と外翼状骨は 23.05 mm SL で膜骨化した (Fig. 19C, 25.05 mm SL)。

2. 鰓蓋部

全ての鰓蓋骨は膜骨であり、その内、主鰓蓋骨が 14.3 mm NL で最初に現れ、前鰓蓋骨、間鰓蓋骨および下鰓蓋骨は 19.6 mm SL (Fig. 19C, 25.05 mm SL) で形成された。

109 mm SL では前鰓蓋骨上に頭部側線管が発達し、主鰓蓋骨上には明瞭な隆起線が認められた (Fig. 19D)。

脊柱

尾部棒状骨を含む脊椎骨数は 50 から 52 個であったが、その内、51 個のものが最も多かった。前方の脊椎骨のうち 19 から 20 個は血管弓を欠く腹椎であり、それより後方は尾椎であった。

13.0 mm NL では、最後部の 3 神経弓と神経棘および血管弓と血管棘が軟骨化した。その後、神経弓・神

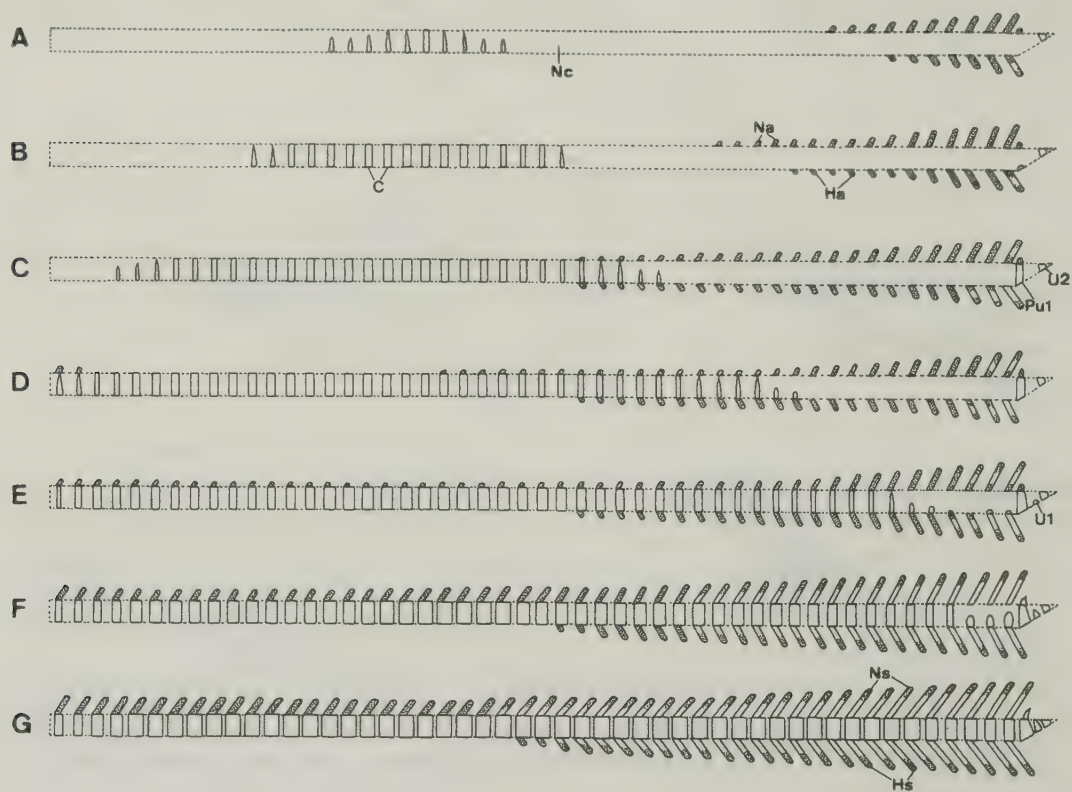


Fig. 20. Schematic representation of development of vertebral column in Japanese sardine. A: 18 mm SL. B: 18.3 mm SL. C: 19.5 mm SL. D: 19.5 mm SL. E: 20.8 mm SL. F: 22.7 mm SL. G: 24.7 mm SL. Lateral view. Pleural ribs shown in Fig. 21. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. C, centrum; Ha, haemal arch; Hs, haemal spine; Na, neural arch; Nc, notochord; Ns, neural spine; Pu, preural centrum; U, ural centrum.

経棘および血管弓・血管棘の形成は前方へと進んだ。

18.0 mm SLでは、11神経弓・神経棘と7血管弓・血管棘が形成されており、最後部の血管弓と血管棘は僅かに骨化していた。更に、後の約20番目の椎体を中心にして10椎体が認められた。椎体形成はその後前方向と後方向へと進んだ。椎体の骨化は脊索の腹側から始まり、背方へと進んで筒を形成した。尾鰭椎2が脊索の後端に認められた (Fig. 20A)。

18.3 mm SLでは17神経弓・神経棘、12血管弓・血管棘および17椎体が形成されていた。更に、尾鰭椎前椎体1が骨化を開始した (Fig. 20B)。

19.5 mm SLでは24神経弓・神経棘、23血管弓・血管棘および29椎体が認められ、尾鰭椎前椎体1が骨化した筒を形成した。最後部の1神経弓・神経棘および3血管弓・血管棘が骨化していた (Fig. 20C)。

別の19.5 mm SLの標本では、前方の第1、第2神経弓が形成されていた。その後、神経弓の形成は腹部では後方へ進み、尾部では前方へ進んだ。この標本では39椎体が認められた (Fig. 20D)。

20.8 mm SLでは全ての神経弓・神経棘が現れていた。前方の43椎体は骨化した筒となっていたが、後方の6椎体は一部のみが形成されていた (Fig. 20E)。

22.7 mm SLでは全ての椎体が現れていたが、最後方の3椎体と尾鰭椎1はまだ骨化した筒を形成していなかった (Fig. 20E)。神経弓・神経棘および血管弓・血管棘の骨化は前方へと急速に進んだ。24.7 mm SL

では全ての椎体が骨化した筒となっていた。椎体に付着しない独立神経弓が第1神経弓の前に形成され、28.4 mm SLで骨化した (Fig. 15E, 109 mm SL)。この段階で全ての神経弓・神経棘および血管弓・血管棘が骨化した。

肋骨軟骨は21.0 mm SLで初めて現れ (Fig. 21A, 24.15 mm SL), 28.4 mm SLまでに全ての数が出そろった。肋骨軟骨の骨化は25.05 mm SLに始まり (Fig. 21B, 27.15 mm SL), 38.3 mm SLまでに完了した。

肉間棘および稜鱗

Chevron 軟骨 (Patterson and Johnson, 1995) 以外の肉間骨は膜骨として形成された。25.05 mm SLでは肉間骨も稜鱗もなかった (Fig. 21A)。

28.4 mm SLでは前方の20上神経骨、後方の10上神経骨、後方の16上肋骨、前方の25上椎体骨および13 chevron 軟骨が認められた (Fig. 21B, C)。

各々の脊椎骨に対応する上神経骨と上肋骨は33.2 mm SLまでに定数に達した (Fig. 21D)。30上椎体骨と33または34 chevron 軟骨は44.3 mm SLまでに定数となった。頭蓋骨の後方に付着し体幹部筋肉内に入り込んでいる filamentiferous rod と osseous brush (図には示していない) は、それぞれ33.2 mm SLと38.3 mm SLに現れた。35個の稜鱗は38.3 mm SLで定数化した。

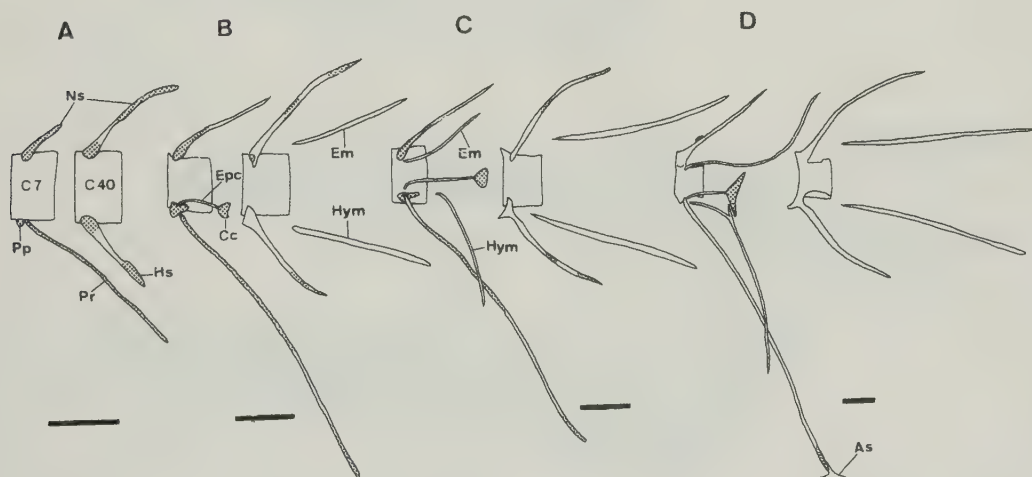


Fig. 21. Development of vertebrae (seventh and 40th) and intermuscular bones in Japanese sardine. A: 24.15 mm SL. B: 27.15 mm SL. C: 29 mm SL. D: 35.45 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. As, abdominal scute; C, centrum; Cc, cartilage chevron; Em, epimeral; Epc, epicentral; Hs, haemal spine; Hym, hypomerals; Ns, neural spine; Pp, parapophysis; Pr, pleural rib. Scale bars indicate 0.5 mm.

背鰭担鰭骨

10.5 mm NL では6 近位担鰭骨が初めて観察されたが、遠位担鰭骨は認められなかった。近位担鰭骨は前

端と後端において伸長し、後に間担鰭骨になる部位が11.85 mm NL までに軟骨化した (Fig. 22A, 12.2 mm NL)。

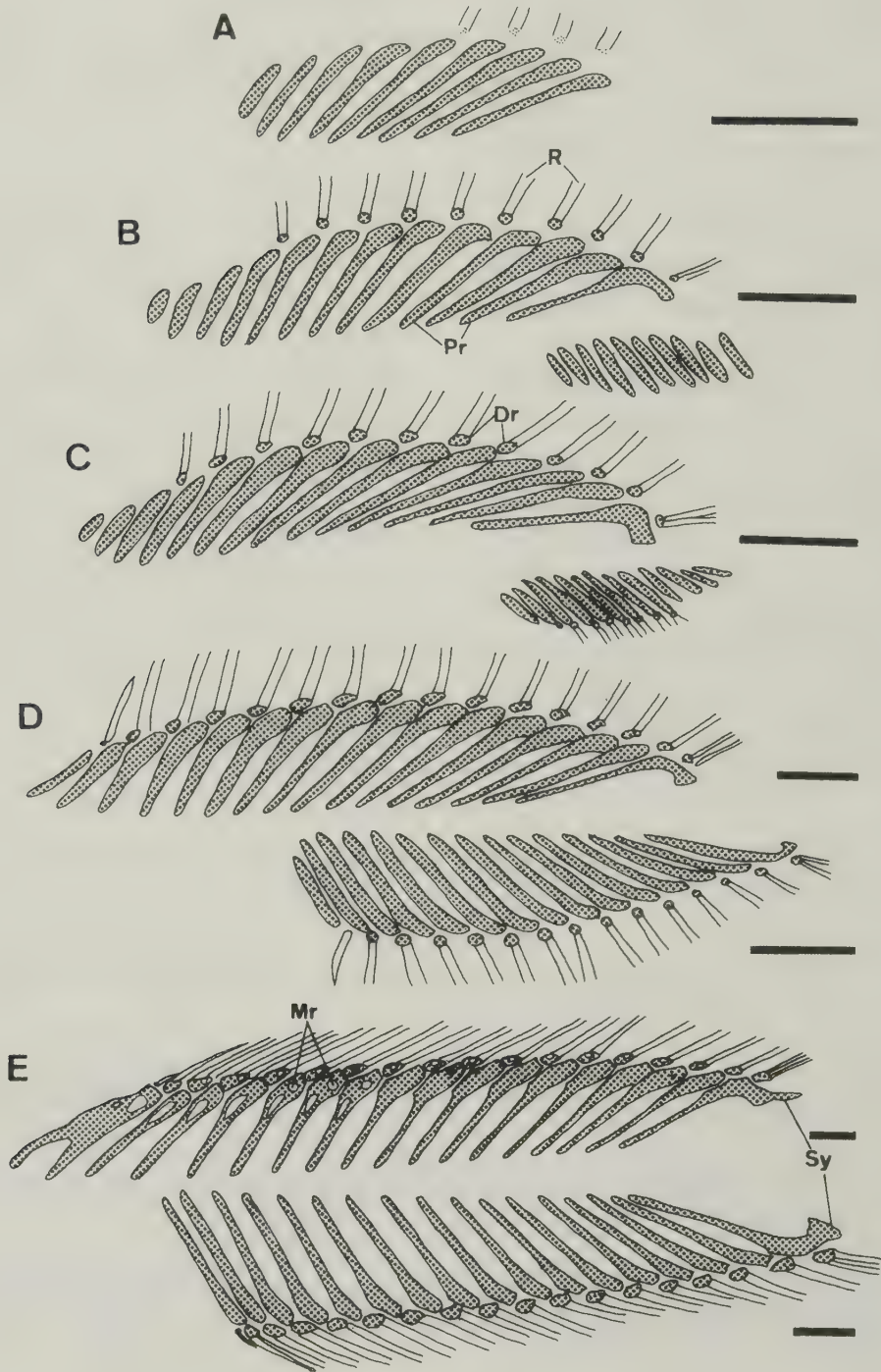


Fig. 22. Development of dorsal and anal fin supports in Japanese sardine. A: 12.2 mm NL. B: 14 mm NL. C: 15.15 mm NL. D: 18.4 mm SL. E: 25.05 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Dr, distal radial; Mr, middle radial; Pr, proximal radial; R, ray; Sy, stay. Scale bars indicate 0.3 mm.

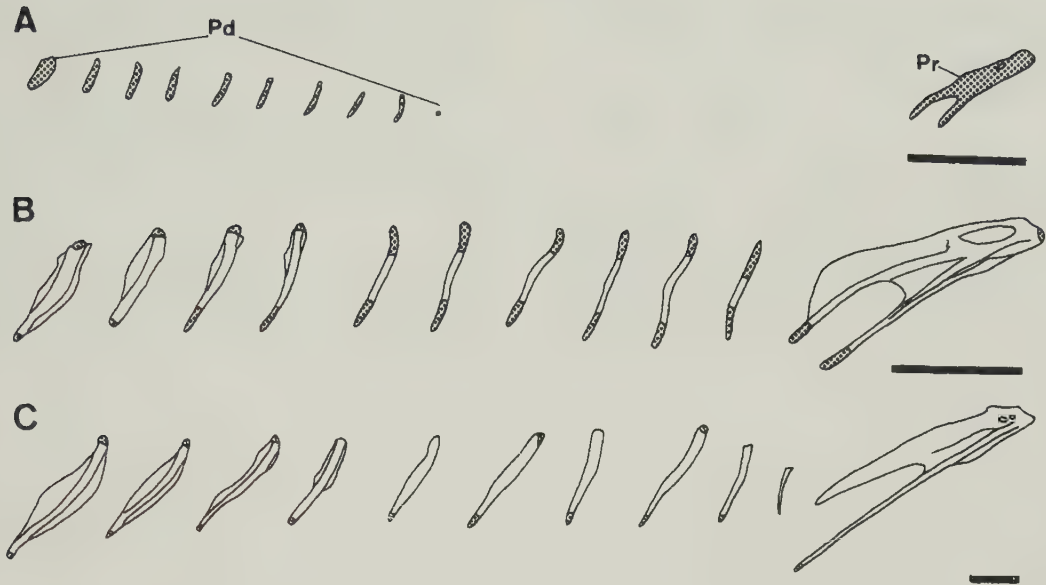


Fig. 23. Development of predorsals in Japanese sardine. A: 25.05 mm SL. B: 38.3 mm SL. C: 109 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Pd, predorsal; Pr, proximal radial. Scale bars indicate 1 mm.

13.0 mm NLでは12遠位担鰭骨が明瞭に形成された。最後部の遠位-間担鰭骨軟骨は後方に伸びて後に stay になる部位が軟骨化した (Fig. 22B, 14 mm NL)。

近位および遠位担鰭骨の形成は最後方から前方へと進んだ (Fig. 22C, 15.1 mm NL ; Fig. 22D, 18.4 mm SL)。定数である17近位担鰭骨と18遠位担鰭骨はそれぞれ19.6 mm SL と21.0 mm SL で認められた。

近位、間および遠位担鰭骨の骨化は一般に前方から後方へと進行したが、最前部の2遠位担鰭骨の骨化は後に起こった。間担鰭骨は第5から最後方の近位担鰭骨につながる後方の軟骨域で骨化した (Fig. 22E, 25.05 mm SL)。全ての近位、間および遠位担鰭骨は各々 28.4, 44.3, 50.9 mm SL で骨化した。Stay は 28.4 mm SL で骨化し、後に後方へ伸びる長い棘を形成した。

不完全神経間棘は21.0 mm SL で軟骨として現れ、25.05 mm SL までに10本の定数に達した。最後方の不完全神経間棘と背鰭の第1近位担鰭骨はこの時期に最も遠く離れていた (Fig. 23A)。不完全神経間棘の骨化は前方から後方へ進み、38.3 mm SL までに全てが骨化した (Fig. 23B)。不完全神経間棘と背鰭第1近位担鰭骨との距離は前者の骨化の進行につれて狭くなった (Fig. 23C)。DPD/SL (不完全神経間棘末端と背鰭第1近位担鰭骨前端的距離 / 体長) を測定すると、この値は24 mm SL 頃から急激に減少し、34 mm SL 前後以降ほぼ一定となった (Fig. 24)。

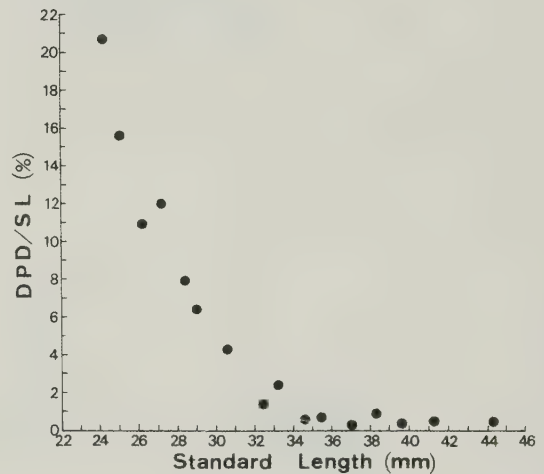


Fig. 24. Relationship of separation of posteriormost predorsal and anterior tip of first dorsal proximal radial over standard length (DPD/SL) (expressed as %) versus standard length in Japanese sardine.

臀鰭担鰭骨

12.4 mm NL で6近位担鰭骨が初めて現れ (Fig. 22B, 14.0 mm NL), 遠位担鰭骨は15.5 mm NL までに形成された (Fig. 22C)。後に stay になる部位は 18.4 mm SL で軟骨化した (Fig. 22D)。定数の17近位担鰭骨と18遠位担鰭骨は25.05 mm SL で形成された (Fig. 22E)。遠位担鰭骨と近位担鰭骨の骨化は各々

25.05 mm SLと28.4 mm SLに始まり、38.3 mm SLまでに完了した。Stayは33.2 mm SLまでに骨化し、後に棘を形成したが、背鱗のものより短かった。

胸鰭担鰭骨（肩帯）

5.5 mm NLでは擬鎖骨が膜骨化し、肩甲骨－烏口骨軟骨が存在していた。この軟骨には1つの穴があいており、短い前方および後方突起を備えていた（Fig. 25A）。

胸鰭軟骨板（後の射出骨）は10.5 mm NLで観察された。上擬鎖骨と後側頭骨は各々 16.55, 17.6 mm SLで膜骨化した。

18.4 mm SLまでに胸鰭軟骨板には中央部とその下側に裂け目が生じた。肩甲骨－烏口骨軟骨は明瞭な前方および後方突起と3つの穴を持っていた（Fig. 25B）。

左右の肩甲骨－烏口骨軟骨は12.4 mm NLまでは完全に分離していた。13.0 mm NLで小さい軟骨が左右

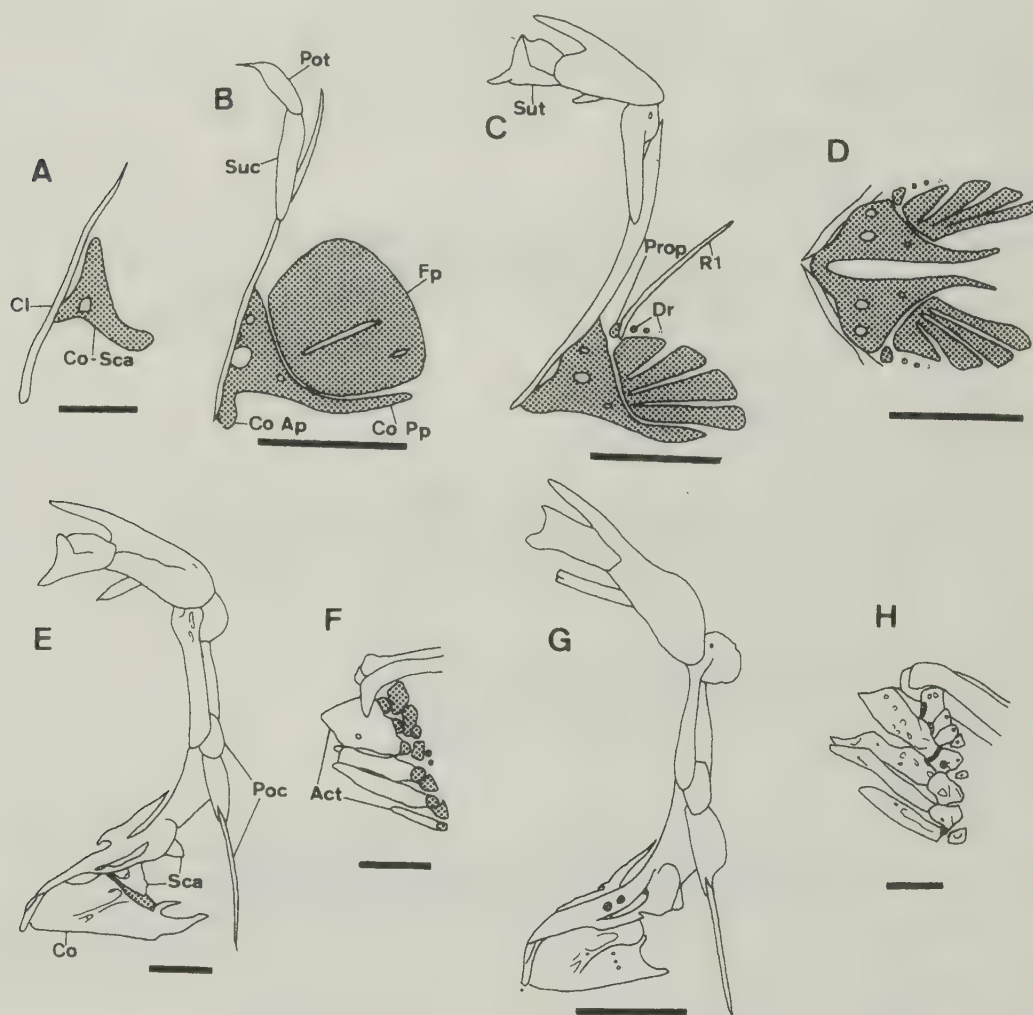


Fig. 25. Development of pectoral fin supports in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 18.4 mm SL. C: 25.05 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 38.3 mm SL. F: 38.3 mm SL. G: 109 mm SL. H: 109 mm SL. Lateral view (A, B, C, E, F, G, H) and ventral view (D). F and H are enlarged figures of actinost regions of E and G, respectively. Marginal ray only shown in C, F and H. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Act, actinost; Cl, cleithrum; Co, coracoid; Co Ap, coracoid anterior process; Co Pp, coracoid posterior process; Co-Sca, coracoid-scapula cartilage; Dr, distal radial; Fp, fin plate cartilage; Poc, postcleithrum; Pot, posttemporal; Prop, propterygium; R, ray; Sca, scapula; Suc, supracleithrum; Sut, supratemporal. Scale bars indicate 0.1 mm (A), 0.5 mm (B, F), 1 mm (C, D, E, H) and 5 mm (G).

の肩甲骨-烏口骨軟骨の前方突起先端部に形成され、成長と共に大きくなり、17.6 mm SLで両先端部が連結した (Fig. 25D, 25.05 mm SL)。

上側頭骨は23.05 mm SLで膜骨化した。Propterygiumは21.0 mm SLで軟骨として現れ、最上方の鰭条基部の片側と癒合し (Fig. 25 D, 25.05 mm SL), 28.4 mm SLまでに骨化した。

3部位からなる後擬鎖骨は28.4 mm SLまでに膜骨化した。肩甲骨、烏口骨および中烏口骨 (図示されていない) もまた28.4 mm SLまでに骨化した (Fig. 25E, 38.3 mm SL)。胸鰭軟骨板は4射出骨に分かれ、33.2 mm SLまでに全てが骨化した (Fig. 25F, 38.3 mm SL)。

軟骨性の遠位担鰭骨は25.05 mm SLで初めて現れ (Fig. 25C), 上方から下方へ向けて形成された。これらは44.3 mm SLまでに定数に達し、50.9 mm SLまでに骨化した。

Fig. 25GとFig. 25Eは109 mm SLの完成した胸鰭担鰭骨を示している。

腹鰭担鰭骨 (腰帯)

基鰭骨は18.4 mm SLで軟骨として現れた (Fig. 26A)。3遠位担鰭骨は23.05 mm SLで軟骨化し、metapterygium軟骨は25.05 mm SLまでに形成された。25.05 mm SLでは基鰭骨の中央部が骨化した (Fig. 26B)。

遠位担鰭骨は28.4 mm SLまでに骨化し (Fig.

26C, 38.3 mm SL), metapterygiumの骨化は44.3 mm SLまでに起こった (Fig. 26D, 109 mmSL)。

尾鰭担鰭骨 (尾骨)

10.5 mm NLでは下尾骨1と2が軟骨化していた。準下尾骨軟骨は11.1 mm NLで現れた (Fig. 27A, 11.85 mm NL)。脊索の上屈は12.4 mm NLで始まり、13.0 mm NLまでに完了した。6下尾骨は13.0 mm NLまでに定数に達した。

尾神経骨1は14.3 mm NLで脊索の後方背面で膜骨化した。2上尾骨 (中央部、後方部) が15.15 mm NLまでに軟骨として現れた (Fig. 27B, 16.55 mm NL)。

下尾骨1-5と準下尾骨は17.6 mm SLで骨化し、下尾骨6は18.4 mm SLまでに骨化した。前方の上尾骨は17.6 mm SLで軟骨化した。脊索周辺軟骨もこのサイズで現れた。尾神経骨2は尾神経骨1の後方腹側面において17.6 mm SLで膜骨化した (Fig. 27C, 18.4 mm SL)。

23.05 mm SLでは後方の上尾骨が骨化し、尾神経骨3が尾神経骨2の後方で膜骨化した。前方の2上尾骨は25.05 mm SLで骨化した (Fig. 27D)。

脊索周辺軟骨以外の付属軟骨、すなわち尾鰭椎前椎体血管棘間軟骨4、尾鰭椎前椎体血管棘後軟骨2+3、同1、下尾骨後軟骨5、同6は33.2 mm SLまでに形成された (Fig. 27E, 60.3 mm SL)。

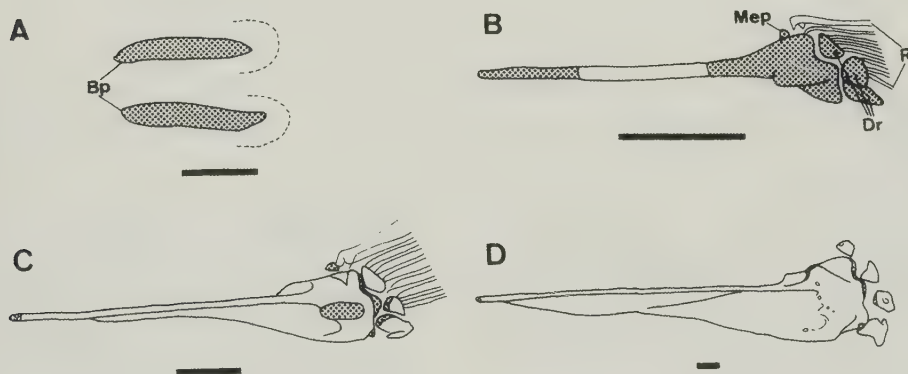


Fig. 26. Development of pelvic fin supports in Japanese sardine. A: 18.4 mm SL. B: 25.5 mm SL. C: 38.3 mm SL. D: 109 mm SL. Ventral view. Rays not shown in D. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Bp, basipterygium; Dr, distal radial; Mep, metapterygium; R, ray. Scale bars indicate 0.1 mm (A) and 0.5 mm (B, C, D).

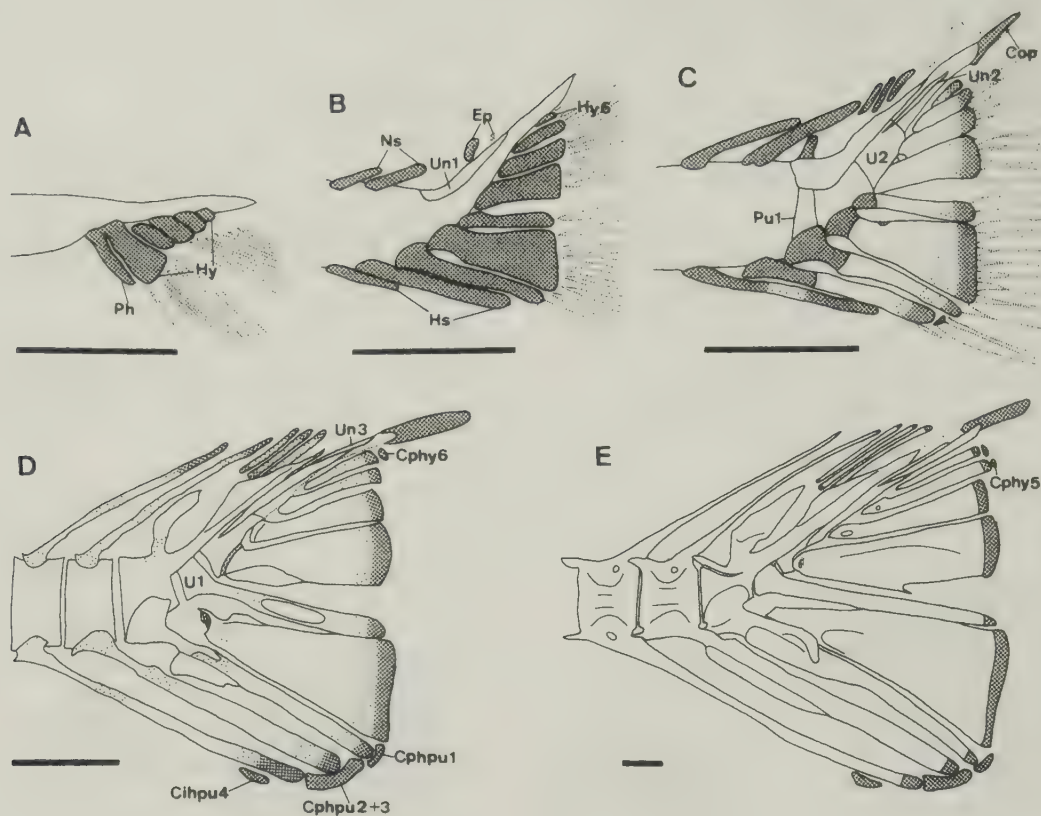


Fig. 27. Development of caudal fin supports in Japanese sardine. A: 11.85 mm NL. B: 16.55 mm NL. C: 18.4 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 60.3 mm SL. Lateral view. Rays not shown in D and E. Stippled area, cartilage; rough stippled area, weak ossification; open area, strong ossification. Cihpu, inter-haemal spine cartilage of preural centrum; Cop, opisthural cartilage; Cphpu, post-haemal spine cartilage; Cphy, post-hypural cartilage; Ep, epural; Hs, haemal spine; Hy, hypural; Ns, neural spine; Ph, parhypural; Pu, preural centrum; U, ural centrum; Un, uroneural. Scale bars indicate 0.5 mm.

鰭条

Fig. 28 は背鰭, 臀鰭, 胸鰭, 腹鰭および尾鰭の鰭条の増加過程を示している。

完成した背鰭条数は20から21本であり, 21本のものが多かった (40.0 mm SL まではこの内19本が分節を持っていた)。背鰭鰭条を持った最小個体は11.85 mm NL であった。鰭条形成は最後部のものを除き後方から前方へと進んだ。21本の定数鰭条は27.15 mm SL で初めて観察された (Fig. 28A)。

臀鰭条数は19から21本であり, 20本にモードがあった (40.0 mm SL まではこの内19本が分節を持っていた)。臀鰭鰭条は15.15 mm NL で初めて現れ, 24.15 mm SL で定数となった (Fig. 28B)。鰭条形成は中央部から前後方向に進んだ。

胸鰭鰭条は19.6 mm SL で最初に現れ, 28.4 mm SL

で17か18本 (全て分節を持っていた) の定数に達した (Fig. 28C)。鰭条形成は背側から腹側へ向かって進んだ。

腹鰭条数は8本で変異はなかった。21.0 mm SL で最初に腹鰭鰭条の一部が現れ, 23.2 mm SL で定数 (40.0 mm SL で全て分節を持っていた) に達した (Fig. 28D)。鰭条形成は外側から内側へと進んだ。

尾鰭の主鰭条数は19本で変異はなかった。これらの一部は11.1 mm NL で最初に現れ, 13.0 mm NL で定数 (40.0 mm SL で全て分節を持っていた) に達した (Fig. 28E)。鰭条形成は中央部から背側方向と腹側方向へ進んだ。

日本産マイワシの骨格要素の詳細な形成順序は Fig. 29 と Fig. 30 に示している。

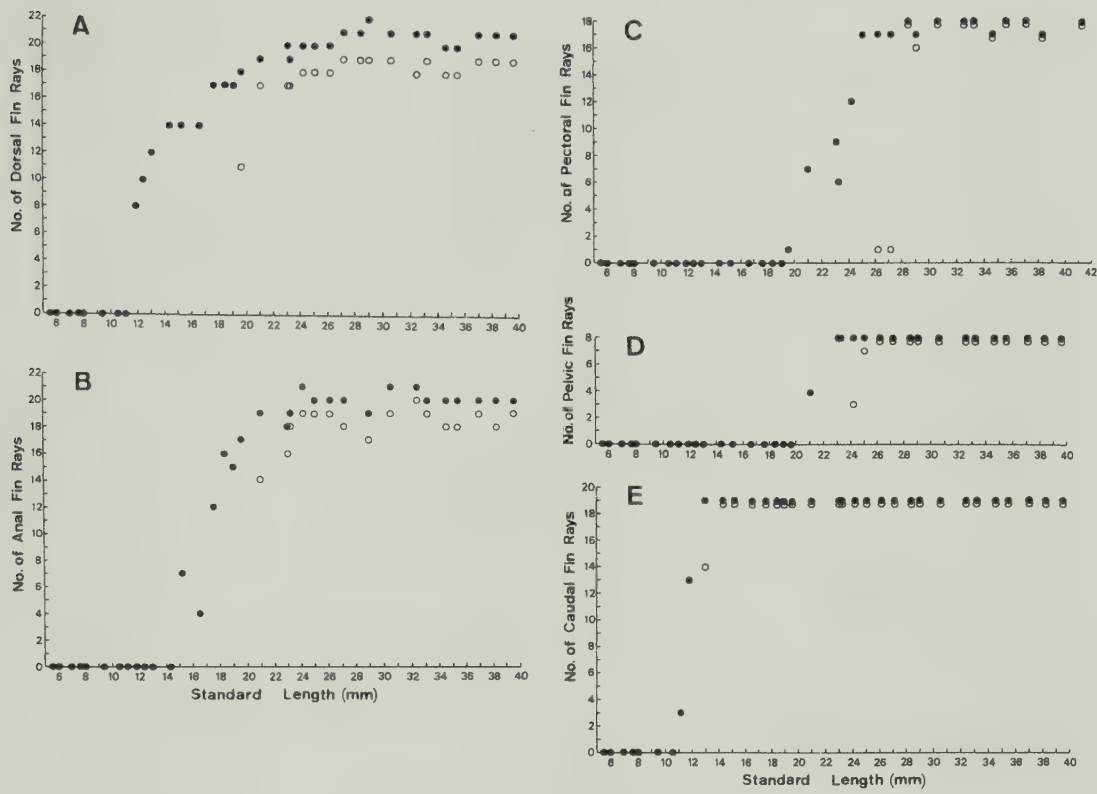


Fig. 28. Relationships between number of fin rays and standard length in Japanese sardine. A: dorsal fin. B: anal fin. C: pectoral fin. D: pelvic fin. E: caudal fin. ● , total number of fin rays; ○ , number of segmented soft rays.

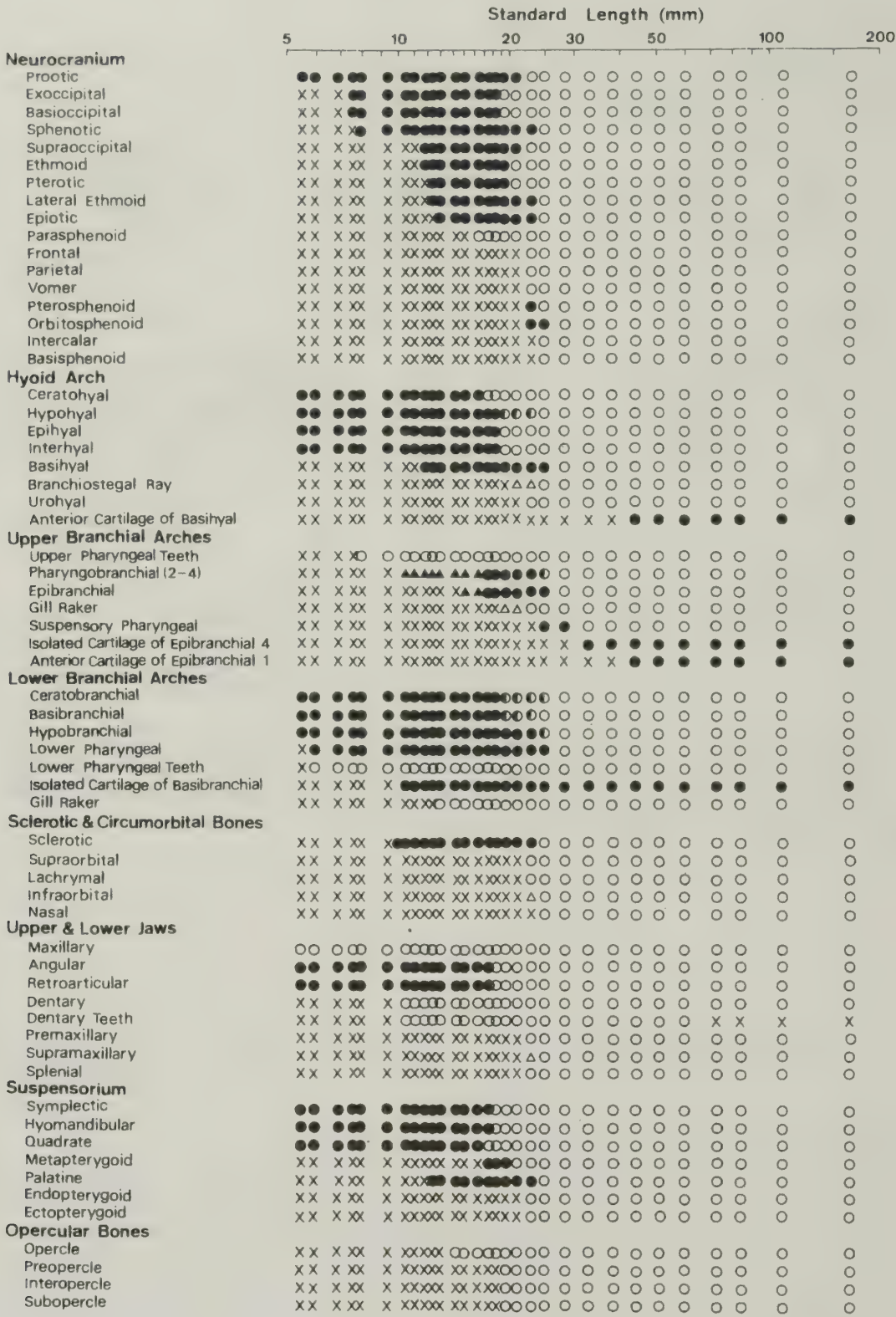
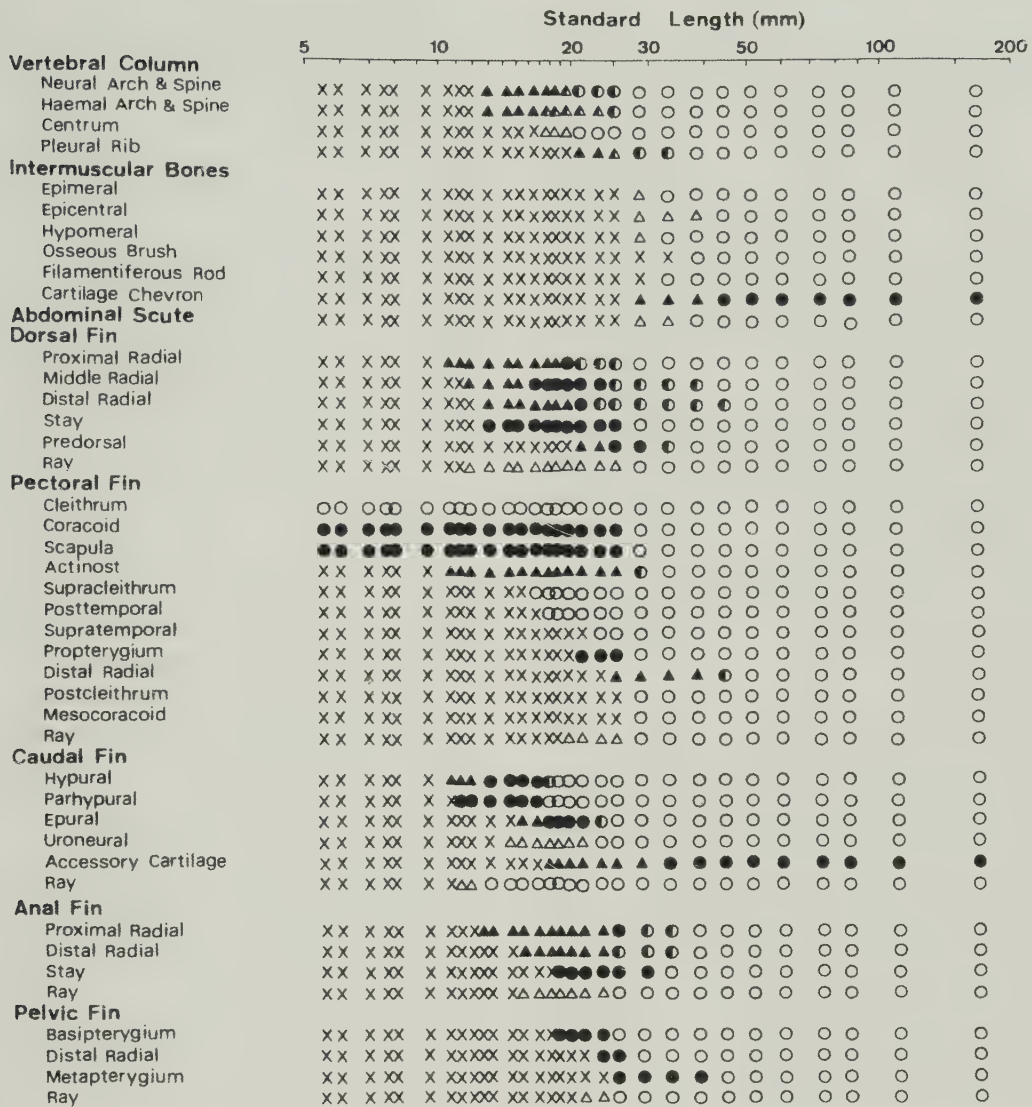


Fig. 29. Developmental sequence of head skeleton in Japanese sardine. ×, unformed; ▲, initial cartilage formation; △, initial ossification; ●, full complement of cartilages; ●, full complement of cartilages and initial ossification; ○, full complement of ossified structures.



考 察

Chapman (1948) はカリフォルニアマイワシとウルメイワシが2つの後擬鎖骨を持つと記載した。すなわち、1つは鱗のような平坦な骨であり、他方は後腹側に伸長する長い棘を持った骨である。しかし、日本産マイワシを観察したところ、この長い棘は2番目の骨から独立していた。従って、本種は3個の後擬鎖骨を持つことになる (Figs. 25 E, G)。カリフォルニアマイワシやウルメイワシの胸鰭支持骨の構造を再検討する必要があると思われる (Grande, 1985)。

日本産マイワシの仔魚では左右の肩甲骨-烏口骨軟骨が先端中央部で癒合することが観察された。Goodrich (1922) はニシン属 *Clupea* (ここでは *Clupea*, *Sardina* および *Sprattus* を含む) においてこのような癒合を初めて報告し、これを胸鰭支持骨が完全に発達するまで胸鰭鰭条を強化するための特化現象と考えた。このような癒合は幼形成熟をする Sundasalangidae や *Elops* の仔魚 (Roberts, 1984) および日本産カタクチイワシ (Balart, 1995) でも認められている。癒合過程の特記事項として、日本産マイワシでは肩甲骨-烏口骨軟骨の前方突起の先端に軟骨ができ、その後、左右の先端が癒合することが観察された。

日本産マイワシに認められた独立神経弓 (Fig. 15E) は Phillips (1942) によるカリフォルニアマイワシの骨学的研究には記載されていない。後者においてこの骨が単なる記載漏れなのか、それとも、元々存在しないのかは明らかではない。日本産マイワシにおいてこの神経弓と繋がるべき椎体は消失したか、または基後頭骨と癒合した可能性がある。これに関与するかもしれない事項として、Matsuoka (1987) は人工採苗マダイでは第1椎体が退縮もしくは消失する傾向にあることを報告している。

これまでに観察された多数の魚種において、神経弓と血管弓の軟骨の形成順序は著しく異なっていた (松岡, 1982)。ニシン *C. pallasii* では神経弓と血管弓軟骨は第1尾鰭椎前椎体の部位から前方へ形成され、後に頭部から後方へ発達する (Gwyn, 1940)。日本産マイワシの神経弓・血管弓軟骨の形成順序 (Fig. 30) は、独立神経弓を除くとニシン (Gwyn, 1940) や日本産カタクチイワシ (Balart, 1995) とほぼ同様であった。日本産マイワシの椎体形成順序はニシン (Gwyn, 1940), *O. oglinum* (Richards *et al.*, 1974) および日本産カタクチイワシ (Balart, 1995) とよく似ていた。従って、ニシン科やカタクチイワシ科に属する魚種の脊椎骨形成過程は互いにあまり変わらないものと思われる。

る

日本産マイワシの上鰓弓、下鰓弓および舌弓にはカリフォルニアマイワシ (Phillips, 1942) に記載されていないいくつかの軟骨が認められた。基鰓骨の独立軟骨 ([Potthoff and Telock, 1993] の基鰓骨4) はマダイ (Matsuoka, 1985, 1987) や *L. calcarifer* (Kohno *et al.*, 1996a) では小さな軟骨として見出されている。しかし、日本産マイワシではこの軟骨は非常に長く第4角鰓骨および下咽頭骨と関節している (Fig. 17E)。最後方の上鰓骨は上鰓骨4と5から構成されている (Nelson, 1967; Balart, 1985)。日本産マイワシでは第4上鰓骨の後方に小さな軟骨が現れる (Fig. 17C)。この軟骨は第5上鰓骨の痕跡の可能性がありますが、後に第4上鰓骨と癒合する (Fig. 17D)。Nelson (1967) はマイワシ *S. sagax melanosticta* において第4上鰓骨から突起した軟骨を記載した。本研究の観察では、この軟骨は第4 (または第5) 上鰓骨から独立しているものと考えられた。同様の軟骨は日本産カタクチイワシでも認められるが (Balart, 1985), Whitehead and Teugels (1985) は *S. leonensis* において、これは結合組織であると報告している。第1上鰓骨および基舌骨前方の軟骨はこれまでに記載されていない (Phillips, 1942; Chapman, 1948; Whitehead and Teugels, 1985)。これらの軟骨の存在の有無を他の真骨魚類において明らかにする必要がある。

摂餌開始期直前におけるメッケル氏軟骨と主上顎骨の形成は仔魚Ⅰ相への移行の最も適当な指標であり、背鰭および尾鰭担鰭骨の形成および胸鰭軟骨版の形成は仔魚Ⅱ相への移行の適当な指標であると考えられる。脊椎骨の形成は仔魚Ⅲ相への、また、前述のDPD/SLは稚魚期 (および稚魚相) への最も適当な指標であり、歯骨歯の消失は若魚相への移行の指標であると考えられる (Fig. 78, 総合論議)。

第6節 体側筋の形成過程

成魚の体側筋の構造については多くの研究が行われているが、体側筋の発達過程に関する研究は非常に少ない (Waterman, 1969; Raamsdonk *et al.*, 1978; Proctor *et al.*, 1980; O'Connell, 1981; Matsuoka and Iwai, 1984; Matsuoka, 1987)。ニシン科においては、Batty (1984) と福田 (1990) が各々 *C. harengus* と *C. pallasii* について体側筋の発達と遊泳様式や速度の変化との関係について報告している。最近、体側筋繊維の分化過程等に水温が重要な役割を果たすことが *C. harengus* 仔魚で明らかとなった (Johnston, 1993, 1997)。多くの真骨魚類では体側筋は主に赤色筋と白色筋の2層から成る。赤色筋は有酸素代謝を行い、白

色筋は主に無酸素代謝によりグリコーゲンを分解する。前者は持続的遊泳の際に機能し、後者は瞬発的な突進運動の際に機能する。両筋肉の他に、桃色筋（中間筋）や very small diameter fiber (sdf) または tonic-like fiber の存在が数種の真骨魚類で報告されている（例えば、Matsuoka and Iwai, 1984; Matsuoka, 1987）。体側筋の初期発達は摂餌能力や捕食者からの逃避能力の発達と密接に関わっており、仔魚の生残にとって重要な影響を及ぼすものと考えられる。そこで、本節ではマイワシの体側筋繊維型の識別とそれらの分化過程を明らかにする。なお、本研究の一部は、Matsuoka (1998) によって報告されている。

試料と方法

供試標本

研究に用いたふ化仔魚（3.65 mm NL）からふ化後29日の仔魚（16.2 mm NL）はプランクトンネットで採集した天然卵から飼育したものである。更に、37 mm SL以下の標本を集魚灯下にて掬い網で採集した。大型標本（85～178 mm SL）はまき網で漁獲された水揚物から得た。

組織学標本

仔稚魚はBouin液で固定し、パラフィンに包埋した。6～10 μ mの組織切片を作製し、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンの三重染色またはアザン染色を施した。

組織化学標本

仔稚魚はサイズに応じて体全体または頭部を除去した後、イソペンタノードライアイス中で凍結した。85～106 mm SLの大型標本については、体幹部前部、中央部および尾柄部の3部位から体側筋の一部を摘出して凍結した。これらの凍結標本を検査に供するまでドライアイスを入れた保温容器中で保存した。8～10 μ mの凍結横断切片を作製し、スライドガラスに貼り付けた後、-20℃のデシケーター中で一晚乾燥させた。組織化学的处理は以下の方法で行われた。

1. 脂肪. 切片をSudan Black Bの70%エチルアルコール飽和液で5～30分（室温下）染色し、グリセリン-ゼラチンに封入した。
2. コハク酸脱水素酵素（SDH, E. C. 1. 3. 99. 1）. 切片をBarka and Anderson (1963)の方法に従って室温下で3時間染色し、グリセリン-ゼラチンに封入した。
3. NADH 脱水素酵素(NADHD, E. C. 1. 6. 99. 3).

切片をBarka and Anderson (1963)の方法に従って室温下で15～60分染色し、グリセリン-ゼラチンに封入した。

結 果

筋繊維型

Fig. 31 A, B, Cは178 mm SLのマイワシ成魚（鮮魚）における3箇所（前部、中央部、後部）体側筋断面を示している。赤色筋（血合筋）と白色筋（普通筋）は全ての箇所でも認められるが、明瞭な桃色筋は前部のみに存在した。

赤色筋は脂肪と多くの大きなミトコンドリアを含むが、白色筋には殆ど脂肪はなく、僅かの小さなミトコンドリアを持っている（Bone, 1978）。そこで、脂肪やミトコンドリアに含まれる酸化酵素活性（NADHD, SDH等）の組織化学的染色は赤色筋と白色筋の識別に用いることができる。桃色筋は脂肪、NADHDおよびSDHにおいて赤色筋と白色筋との中間的な染色反応を示す（Matsuoka and Iwai, 1984）。Fig. 32Aは102 mm SLの若魚における中央部のNADHD活性を示している。赤色筋と白色筋が体側筋の大部分を占め、その間に僅かな桃色筋繊維が存在する。Fig. 32BはFig. 32Aの赤色筋先端部の拡大である。NADHDに対して僅かに反応し、roachに存在するのと同様なtonic-like fiber (Kirarski, 1990)が存在する。しかし、赤色筋の最先端部にある一部の筋繊維はNADHDに対して比較的強く反応する。水平隔壁から離れるに従って、赤色筋と白色筋は薄い結合組織膜を挟んで接する。Fig. 32Cは106 mm SLの標本における体側筋前部を示しており、赤色筋と白色筋の間に明瞭な桃色筋層が認められる。Fig. 32Dは106 mm SLの標本における体側筋後部尾柄部を示しており、桃色筋はなく赤色筋と白色筋のみが認められる。

体側筋繊維の発達

ふ化後3.7時間の仔魚（3.65 mm NL）では、筋原繊維を含んだ数層の発育途上の白色筋繊維が認められた。この他に、僅かな筋原繊維を含んだ1層の表層筋繊維が存在した（Fig. 33A）。このステージでは内部の白色筋繊維と表層筋繊維を組織化学的反応で区別することはできなかった（Fig. 33B）。ふ化後33時間の仔魚では、表層筋繊維のNADHD活性反応は内部の白色筋繊維より明らかに強くなった（Fig. 33C）。ふ化後58時間の仔魚では、表層筋繊維のこの反応は更に明確となり（Fig. 33D）、ふ化後82時間の摂餌開始期仔魚（5.6 mm NL）では、表層筋繊維は表層赤色筋繊維

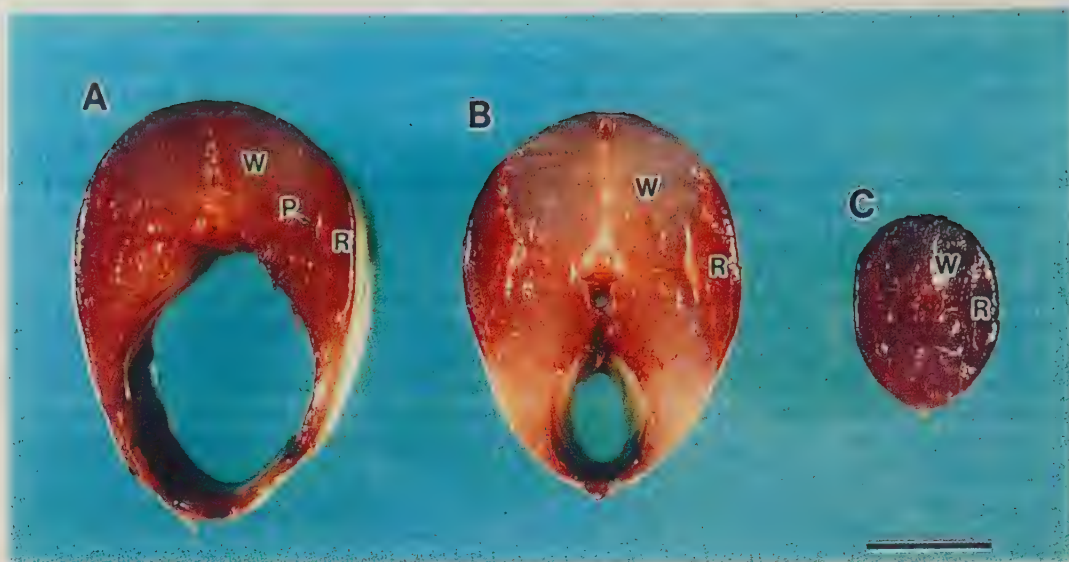


Fig. 31. Cross sections of fresh lateral muscle in adult Japanese sardine, 178 mm SL. A: anterior trunk region. B: central region. C: posterior caudal region. P, pink muscle; R, red muscle; W, white muscle. Vertical direction. Scale bar indicates 10 mm.

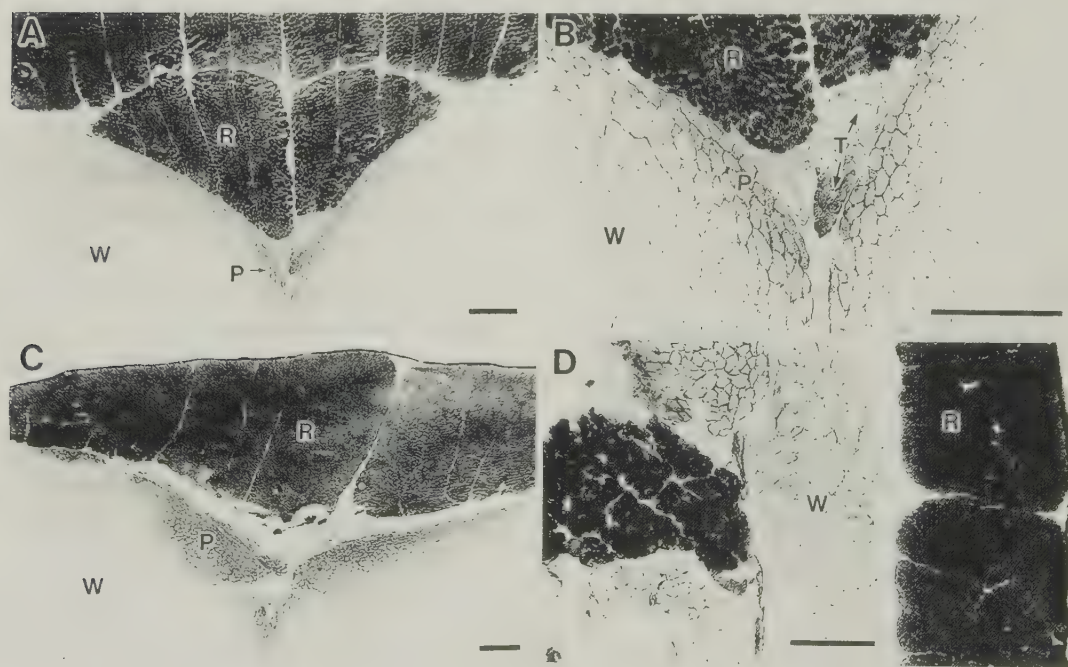


Fig. 32. NADHD activities of cross sections of lateral muscle in 102 (A, B) and 106 mm SL (C, D) Japanese sardine. A: central region. B: magnified section of the red triangular in A. Note two types of tonic-like fibers (arrows). C: anterior trunk region. D: posterior caudal region. P, pink muscle; R, red muscle; T, tonic-like fibers; W, white muscle. Horizontal (A, B, C) and vertical (D) directions. Scale bars indicates 500 μ m.

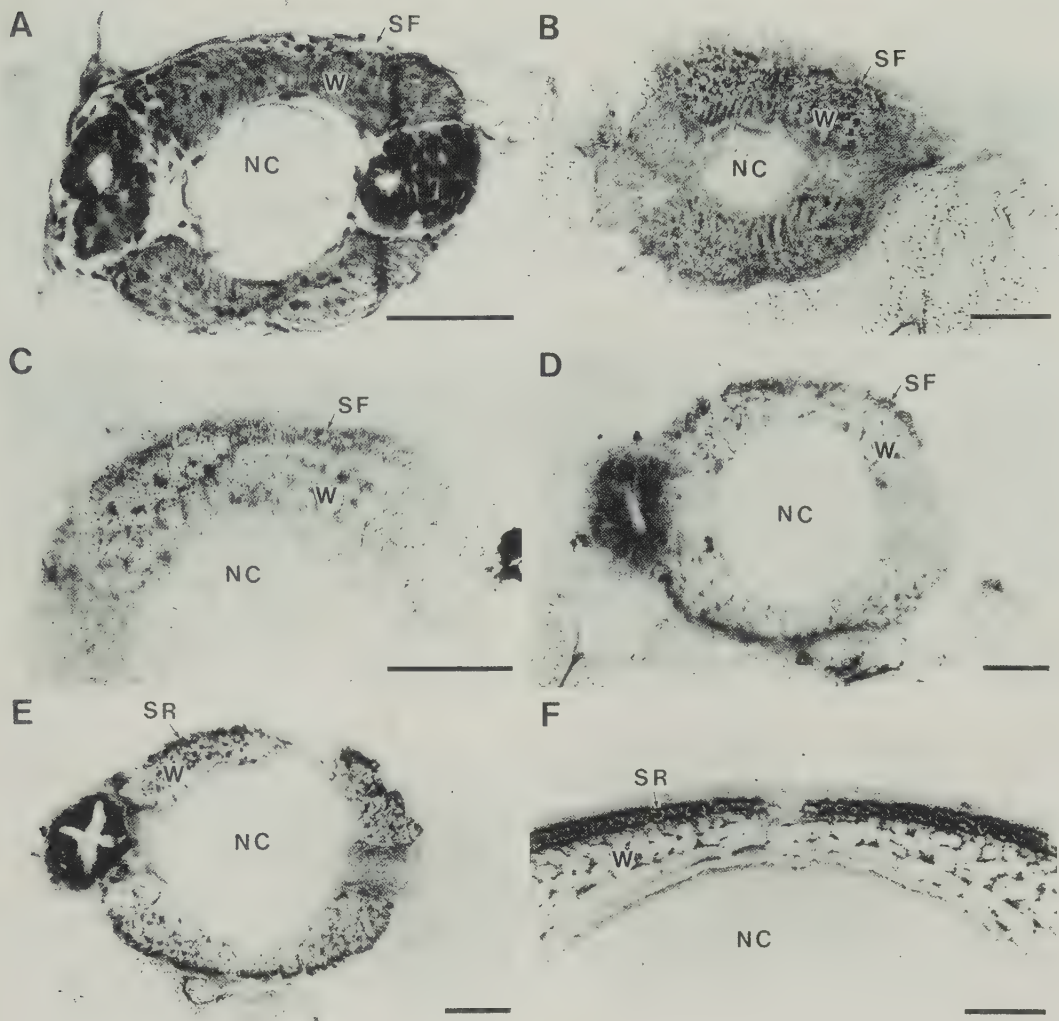


Fig. 33. Initial development of superficial red and white fibers in free embryonic (prelarval) and larval Japanese sardines. A: histological section of 3.7 hour-old larva. B: NADHD activity of 3.7 hour-old larva. C: NADHD activity of 33 hour-old larva. D: NADHD activity of 58 hour-old larva. E: NADHD activity of 82 hour-old larva (at the first-feeding stage). F: NADHD activity of 14.4 mm NL larva. NC, notochord; SF, superficial fibers; SR, superficial red fibers; W, white fibers. Horizontal direction. Scale bars indicate 50 μ m.

維と呼ぶにふさわしい強い NADHD 活性反応を示した (Fig. 33E)。脂肪に対する反応は NADHD とほぼ同じであったが、SDH 活性反応は本種では非常に弱かった。

摂餌開始期後の筋繊維数の増加は背中側方向と腹側方向のみで起こった。13.5 mm NL 以上では、細い白色筋繊維が体側方向外側に形成され、仔魚の体幅は増大し始めた。

内部の白色筋繊維を 1 層の表層赤色筋繊維が取り囲むという体側筋の構造は 16~17 mm NL まで続いた (Fig. 33F)。このサイズ以降では、1 層の表層赤色筋

繊維は水平隔壁に沿った部位で内側に曲がり始めた。20.4 mm SL の仔魚では、2 層目の表層赤色筋繊維が形成されていた。最初に形成された表層赤色筋繊維は、水平隔壁の両側では殆ど筋原繊維のみを含んでいた (Fig. 34A, 矢印)。これらの筋繊維は後に細い筋繊維に分かれ、tonic-like fiber になるものと思われた。20 mm SL 以降では、既存の太い白色筋繊維の間に細いものが形成され、白色筋断面はモザイクな状態を呈した。

Fig. 34B は 27.7 mm SL の仔魚の体側筋前部を示しており、桃色筋繊維が認められた。29.25 mm SL の

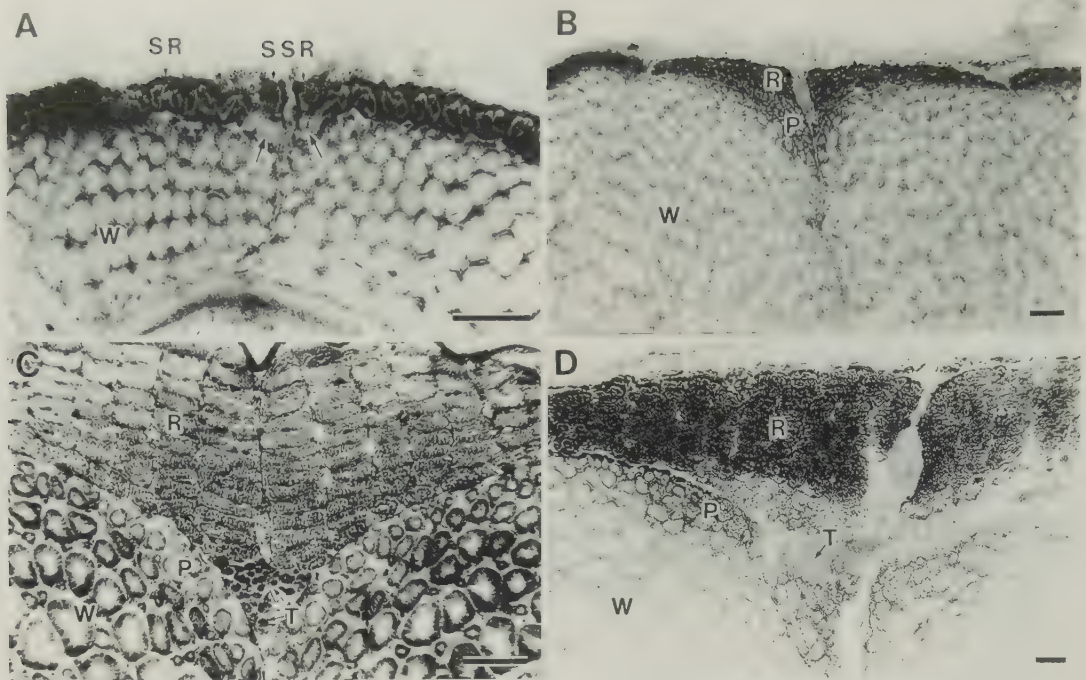


Fig. 34. Development of lateral muscle in larvae and juveniles of Japanese sardine. A: NADHD activity of 20.4 mm SL larva. Arrows show the original superficial red fibers at both sides of the horizontal septum. B: NADHD activity of anterior trunk region of 27.7 mm SL larva. C: azan stain of central region of 29.25 mm SL larva. Note two types of tonic-like fibers (arrows). D: NADHD activity of anterior trunk region of 37 mm SL juvenile. P, pink muscle; R, red muscle; SR, superficial red fibers; SSR, second layer of superficial red fibers; T, tonic-like fibers; W, white muscle. Horizontal direction. Scale bars indicate 50 μ m.

仔魚の体側筋中央部には、アザン染色で識別される2型の tonic-like fibers が存在した (Fig. 34C, 矢印)。37.0 mm SL の稚魚では、102 mm SL および 106 mm SL の若魚と同様に体側筋前部には赤色筋、白色筋、桃色筋および tonic-like fibers が認められた (Fig. 34D)。

考 察

体側筋繊維型

マダイでは、桃色筋は体側筋前部から尾柄部まで発達していた (Matsuoka and Iwai, 1984)。しかし、マイワシにおける桃色筋は主に体側筋前部に偏在していた。Johnston *et al.* (1977) はコイにおいて桃色筋は持続的遊泳と突発的遊泳の間の中間的な遊泳速度の際に機能すると示唆している。桃色筋が体側筋の前部にしかないマイワシにおいて中間的遊泳はあまり重要ではないのかもしれない。Higgins (1990) によると大西洋サケ *Salmo salar* では桃色筋繊維は若魚において最

も顕著であり、成長するに従って不明瞭になると示唆している。しかし、マイワシでは成魚においても体側筋前部に明瞭な桃色筋を持っていた (Fig. 31A)。

2種類の tonic-like fibers の内、一方は非常に弱い NADHD 反応を示し、very small diameter fiber (sdf) (Kirarski, 1990) によく似ていた。マダイ (Matsuoka and Iwai, 1984) およびその他の真骨魚類 (Johnston *et al.*, 1974; Patterson *et al.*, 1975; Mosse and Hudson, 1977; Carpenè *et al.*, 1982) ではこの筋繊維は通常赤色筋と桃色筋の間に存在する。しかし、日本産マイワシでは tonic-like fiber は水平隔壁に沿った三角形の赤色筋の先端部分に集中すると共に、NADHD に比較強く反応する別のタイプの tonic-like fiber が観察された。Gillerman (1980) はサバ属の一種 *Scomber scombrus* において三角形の赤色筋の先端に存在する筋繊維を組織化学的反応より中間筋 (桃色筋) と考えた。しかし、マイワシの2番目の tonic-like fiber は筋繊維が細く NADHD に対して桃色筋より強く反応した。tonic-like fiber の収縮性はゆっくりと収縮す

る赤色筋の持続機能を高めているという (Kirarski, 1990)。マイワシの tonic-like fibers は、前方から33～34番目の体側筋節に存在する体側筋内軟骨 (cartilage chevron) (第2章第5節) を連結しており、体側筋節間の堅牢性を高めていると思われる。

体側筋繊維の発達

ふ化直後のマダイにおける体側筋の表層細胞は筋原繊維を含んでいなかった (Matsuoka and Iwai, 1984)。一方、マイワシでは表層細胞中に僅かの筋原繊維を含んでいたが、表層細胞と内部の白色筋繊維は組織化学的反応性では区別できなかった。摂餌開始期において NADHD や脂肪に強く反応する1層の赤色筋繊維が形成された。この筋繊維はゆっくりとした初歩的な持続遊泳のために機能する。この時期の仔魚はウナギ型の遊泳を行い、S字型の姿勢から突進して餌を補食する。初歩的な持続遊泳は表層赤色筋繊維によって起こされ、突進遊泳は内部の白色筋繊維によって起こされると考えられる。更に、真の持続遊泳は赤色筋繊維の多層化後に起こり、それは日本産マイワシの濾過食性の始まりと一致するものと思われる。第2章第5節で記したように、濾過食に必要な鰓耙上の微少な棘の塊を持った棘突起は25 mm SL 頃に鰓耙上に発達する。

体側筋構造における顕著な変化は摂餌開始期と20～30 mm SL で起こった。摂餌開始期の仔魚は有酸素代謝を行う1層の表層赤色筋繊維を持っていた。20 mm SL 以降では水平隔膜付近での赤色筋繊維の多層化、tonic-like fiber の分化および既存の太い白色筋繊維間での細い筋繊維の発現が起こった。30 mm SL までには2型の tonic-like fibers や桃色筋繊維が分化した。体側筋の発達過程においては、全ての構造は約30 mm SL までに完成し、骨格系の完成より早かった。また、体側筋の質的变化と同様に筋繊維の数、太さ、面積等の量的な変化も初期発育において重要な役割を持っているという (Matsuoka, 1984)。約30 mm SL までに赤色筋による真の持続遊泳、桃色筋による中間速度の遊泳および白色筋による突発的遊泳が可能となり、摂餌や逃避行動等の能力が向上するものと思われる。

第7節 感覚器の形成過程—I. 眼

眼は摂餌行動や捕食者からの逃避行動を行う上で最も重要な感覚器の1つである。ニシン科魚類成魚における眼の詳細な構造は O'Connell (1963) によってカルフォルニアマイワシ、北米産カタクチイワシ *E. mordax*、アメリカの shad *Alosa sapidissima* や体高

の高いカタクチイワシ *Anchoa compressa* で調べられているが、日本産マイワシでは全く研究されていない。魚類の眼の網膜は通常、単錐体、双錐体および桿体の3種類の感覚細胞を持っている。単錐体は色彩感覚や視精度に関与し、桿体は薄明時の視覚に関与する。双錐体は真骨魚類に特有なものであり (宗宮, 丹羽, 1991), 川村, 田村 (1973) はこれが薄暗い環境で機能することを示唆した。

多くの真骨魚類、例えば *Oncorhynchus* 属、haddock *Melanogrammus aeglefinus*, sand goby *Pomatoschistus minutus*, マダイ, Dover sole *Solea solea*, ヒラメ *Paralichthys olivaceus*, ハゼの1種 *Oxyeleotris marmoratus* の仔魚初期には桿体がなく、網膜には単錐体のみが存在することが観察されている (Ali, 1959; Blaxter and Staines, 1970; Kawamura *et al.*, 1984a, b; Kawamura and Ishida, 1985; Kawamura *et al.*, 1989; Kawamura and Washiyama, 1989; Senoo *et al.*, 1994)。単錐体のみの網膜は、ニシン目魚類の仔魚期においては、北米産カタクチイワシ (O'Connell, 1981), ピルチャード *Sardina pilchardus* (Blaxter and Staines, 1970) およびニシン *C. harengus* (Blaxter and Jones, 1967; Sandy and Blaxter, 1980) で観察されているが、マイワシ属では全く知見がない。一方、ヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* のレプトケファルスと Macruridae の深海性仔魚では網膜の感覚細胞は桿体だけであることが知られている (Blaxter and Staines, 1970)。桿体は通常ふ化からかなり後の変態期前後に形成される。光学 (生物) 顕微鏡下で桿体を観察することはかなり困難なため、桿体の出現時期を推定するために、錐体数と外顆粒層の核数の比率を指標とする方法がある (Sandy and Blaxter, 1980)。このような桿体の分化を推定する間接的計数法は多くの魚種で用いられてきた (Blaxter and Jones, 1967; Sandy and Blaxter, 1980; O'Connell, 1981; Kawamura *et al.*, 1984a, b; Kawamura and Ishida, 1985; Kawamura and Munekiyo, 1989; Kawamura *et al.*, 1989; Senoo *et al.*, 1994)。双錐体は単錐体が融合して形成される。これらは通常変態期の直前か変態中に形成される (石田, 川村, 1985)。桿体と双錐体の分化時期を種類ごとの形態や生態の発達過程と関連させて明らかにすることが重要と考えられる。本節は日本産マイワシの成魚における網膜の感覚細胞の組織学的特徴や分布パターンと、仔稚魚期における感覚細胞の形成過程を検討したものである。なお、本研究の一部は、Matsuoka (1999) によって報告されている。

試料と方法

供試標本

190 mm SL の成魚は薩南海域において夜間に釣りで採集した。検査した仔魚のうち27個体はプランクトンネットで採集した天然卵から飼育したものである(第2章第4節)。1989年に飼育したものは3.6 mm NL(ふ化直後)~9.65 mm NL(ふ化後12日)で、1991年に飼育したものは3.75~11.2 mm NL(ふ化後16日まで)であった。これらの仔魚は水温17.0~17.5℃で摂餌開始期以降ワムシを与えて飼育した。これら以外に、プランクトンネットや集魚灯をつけて掬い網で採集した6.1 mm NL~35.6 mm SL の天然標本も材料とした。

組織学

成魚は Bouin 液で固定した。網膜を摘出し、背中前方側、腹前方側、背中後方側および腹後方側の4部

位に切断し、パラフィンに包埋した。4 μ m の横断および水平切片を作製し、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンの三重染色を施した。仔稚魚は Bouin 液と一部は Zenker 液で固定した。4~6 μ m の横断切片を作製し、成魚と同様に、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンで三重染色した。組織切片の観察は光学(生物)顕微鏡下で行った。

結 果

成魚の網膜構造

標本は夜間に採集されたため、ほぼ暗順応していたと思われる。網膜の背中前方側、腹側前方側および背中後方側は殆ど同じ組織学的特徴を示す非特化的部位であった。幅の広い楕円体を持った双錐体が規則的に分布し、それらの間に非常に小さな多数の桿体が認められたが、単錐体は観察されなかった(Fig. 35A, B)。外顆粒層は厚く、多数の桿体の核の存在を示していた

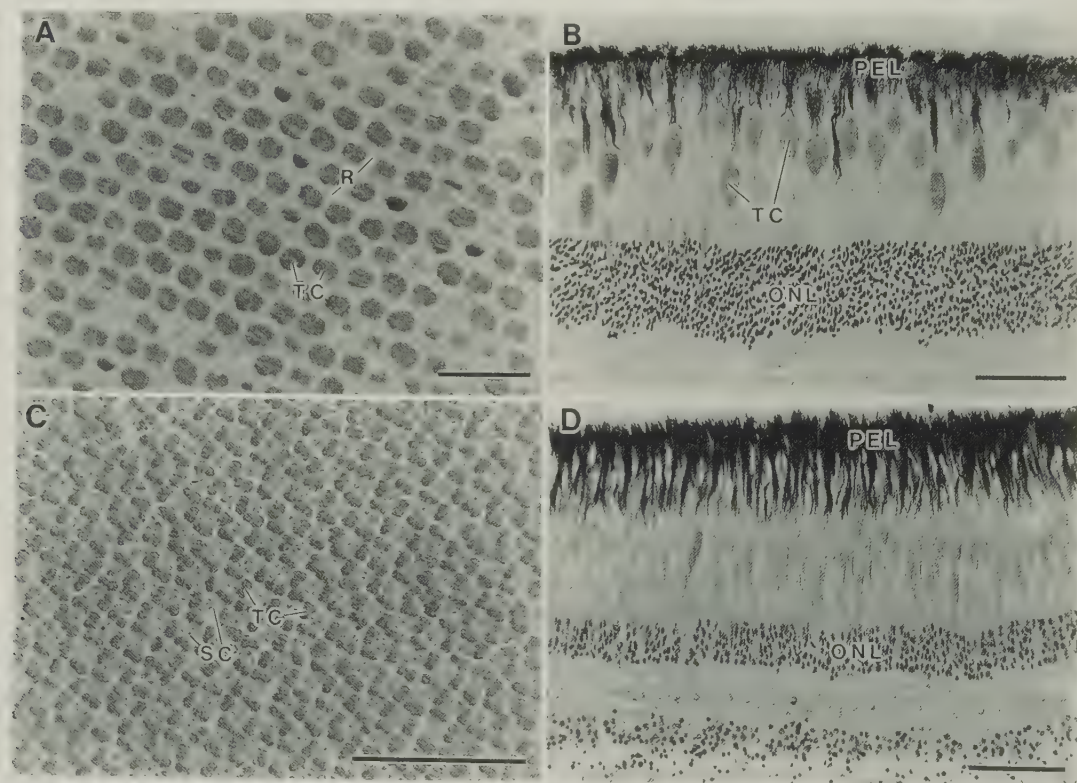


Fig. 35. Histological sections of the retina in adult Japanese sardine. A: tangential section of unspecialized part showing regularly distributed twin cones with stout ellipsoids and very thin rods. B: transverse section of unspecialized part showing thick outer nuclear layer with many rod nuclei. C: tangential section of specialized part (area temporalis) showing slender twin cones regularly distributed in a square mosaic pattern with central single cones. D: transverse section of specialized part showing a relatively thin outer nuclear layer. ONL, outer nuclear layer; PEL, pigment epithelial layer; R, rod; SC, single cone; TC, twin cone. Scale bars indicate 50 μ m.

(Fig. 35B)。

網膜の腹側後方部位には、多数の錐体を含み *area temporalis* と呼ばれる特化した部分が認められた。中央の単錐体を細長い双錐体が四方を取り囲み、それらが規則的に分布していた。この部分では、桿体は殆ど認められなかった (Fig. 35C, D)。特化部位 *area*

temporalis の外顆粒層は非特化部位より薄かった (Fig. 35D)。

網膜の発達過程

ふ化後3.5時間、3.6 mm NLの仔魚では、レンズは内側の繊維性層と外側の単一細胞層の2層から成って

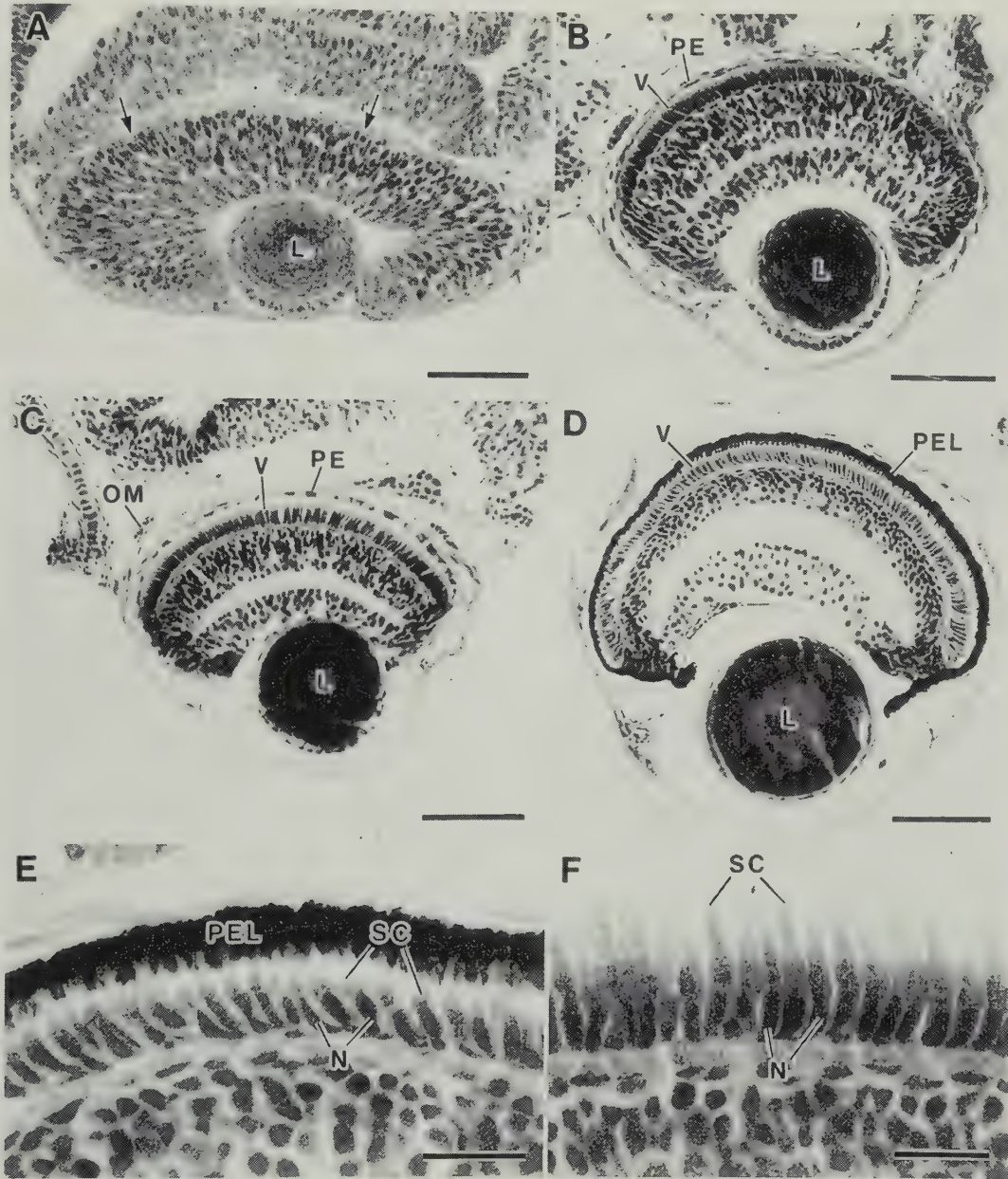


Fig. 36. Histological sections of the eye and retina in the early larval Japanese sardine (all transverse sections). A: 3.5 hour-old larva of 3.6 mm NL showing the developing lens and undifferentiated retinal cells (arrows). B: 31.5 hour-old larva of 4.75 mm NL showing differentiated pigment epithelium and visual cell layer. C: 53 hour-old larva of 4.85 mm NL showing pale pigmentation. D: 79.5 hour-old larva of 5.15 mm NL at the first-feeding stage showing a thick pigment epithelial layer. E: enlargement of D showing a pure-cone retina. F: 12 day-old larva of 8.9 mm NL showing a pure-cone retina. L, lens; N, nucleus of visual cell; OM, oculomotor muscle; PEL, pigment epithelial layer; SC, single cone; V, visual cell layer. Scale bars indicate 50 μ m (A, B, C, D) and 10 μ m (E, F).

いた。網膜細胞はまだ未分化であった (Fig. 36A)。ふ化後31.5時間、4.75 mm NLの仔魚では、網膜細胞の分化が急速に進み、表層色素層および視細胞層が形成された (Fig. 36B)。ふ化後53時間、4.85 mm NLの仔魚では、動眼筋が形成され、僅かに黒色素も現れた (Fig. 36C)。

ふ化後79.5時間、5.15 mm NLの摂餌開始期仔魚で

は、表層色素層には明瞭な黒色素が認められた (Fig. 36D)。視細胞層は単錐体のみから成り、外顆粒層の核と錐体楕円体の比率は1:1であった (Fig. 36E)。Fig. 36Fはふ化後18日、8.9 mm NLの単錐体のみから成る網膜を示しており、摂餌開始期の網膜と同じ状態であった。

同じ群で夜間に採集された仔魚は、ほぼ暗黒必し

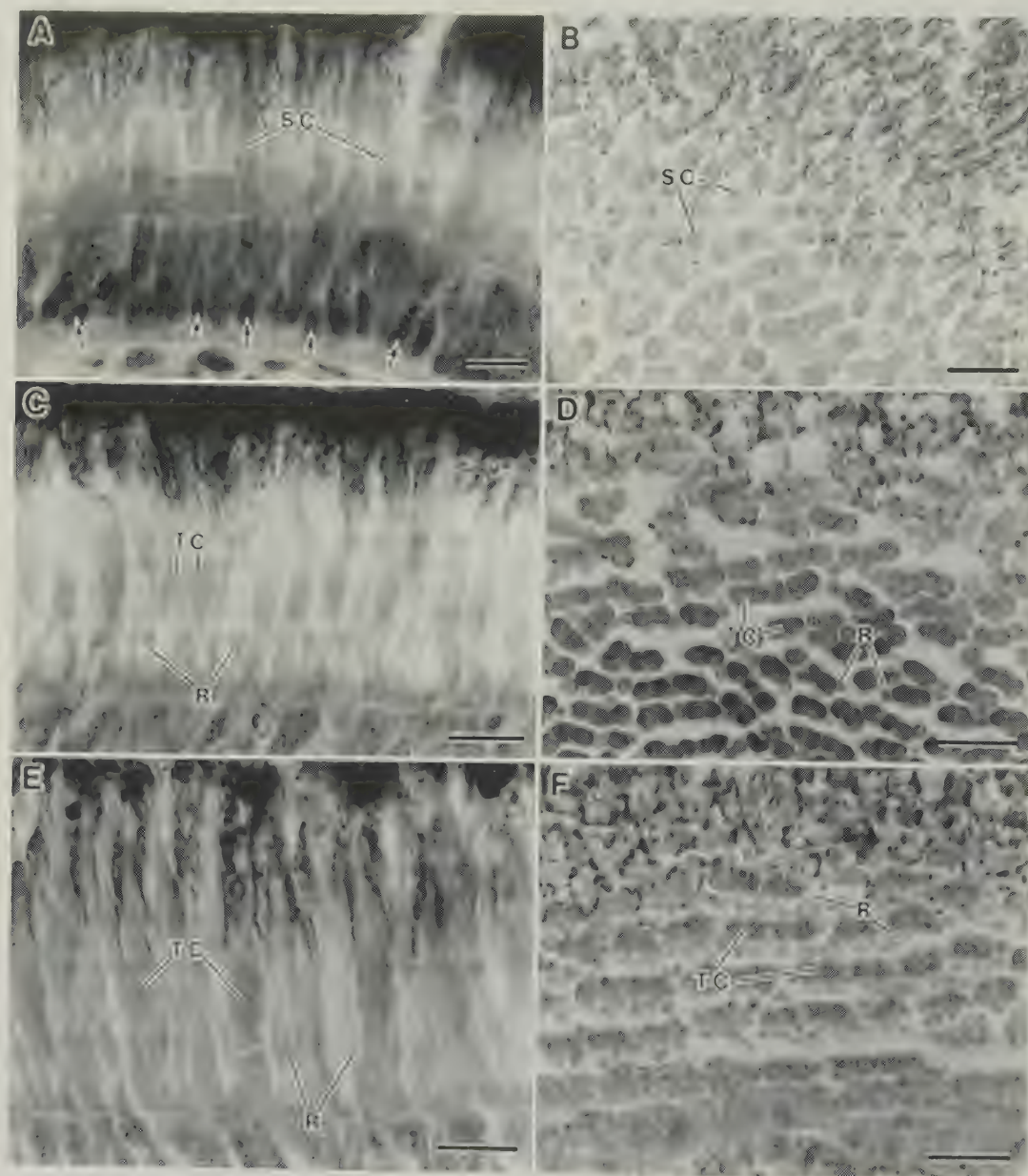


Fig. 37. Histological sections of the retina of Japanese sardine in the larvae around the time of metamorphosis. A: transverse section of 18.6 mm SL larva showing a pure-cone retina. Arrows indicate darkly stained small nuclei. B: tangential section of 18.6 mm SL larva showing single cones. C: transverse section of a 20.9 mm SL larva showing appearance of rods. D: tangential section of 20.9 mm SL larva. Twin cones and thin rods are distinguishable. E: transverse section of a 26.8 mm SL larva. F: tangential section of the retina of 26.8 mm SL larva. Note numerous rods. R, rod; SC, single cone; TC, twin cone. Scale bars indicate 10 μ m.

ていたと思われる。Fig. 37A は18.6 mm SL の仔魚における非特化部位の網膜の視細胞を示している。ヘマトキシリンで濃く染まる多くの小さな核が外顆粒層の基部に認められた。外顆粒層の核と錐体楕円体の比率は約2:1であったが、桿体の楕円体や外節は認められなかった。網膜の水平切片の観察では、視細胞は全て単錐体であった (Fig. 37B)。20.9 mm SL の仔魚では、細い楕円体や外節を持った視細胞が認められ、これらは形成初期の桿体の形態を示していた (Fig. 37C)。網膜前方部位の水平切片では、単錐体の合体(双錐体形成)と細い桿体が認められた (Fig. 37D)。網膜の後方部位ではいくらかの桿体は認められたが、双錐体は形成されていなかった。

桿体や双錐体数は、その後急速に増加した。Fig. 37E と Fig. 37F は26.8 mm SL の個体の網膜で、双錐体と多数の桿体からなる二重構造となっていた。35.6 mm SL の稚魚の網膜は、成魚と同様に非常に多数の桿体を持っていた。

考 察

O'Connell (1963) はカリフォルニアマイワシを含む浮魚類6種の網膜構造を検討した。本研究で検討した日本産マイワシはカルフォルニアマイワシと同様に網膜の腹側後方に特化部位 *area temporalis* を持っていた。日本産マイワシの網膜における非特化部位および特化部位の単錐体、双錐体および桿体の組織学的特徴と分布パターンはカリフォルニアマイワシと非常によく似ていたが、前者では非特化部位において単錐体は全く認められなかったのに対し、後者では僅かに存在した。カルフォルニアマイワシ (O'Connell, 1963) と日本産マイワシでは、特化部位における錐体密度は非常に高く、視精度が高いため、主な視軸は前上方向にある。

ウナギ類のレプトケファルスと深海性の Macruridae 科仔魚は、初期に桿体のみの網膜を持っている (Blaxter and Staines, 1970) のに対し、日本産マイワシを含む多くの真骨魚類の仔魚は、単錐体のみの網膜を持っている。最近、Omura *et al.* (1997) は日本産ウナギ *A. japonica* において、ふ化後7日の飼育仔魚と長さ11.0 mm の天然 (ふ化後約2週間) 仔魚が錐体に似た光感覚細胞を持つことを見出した。彼らは日本産ウナギ仔魚の網膜では、長さ11.0 mm の天然仔魚が網膜の周辺部において桿体に似た長い光感覚細胞を持っていたことから、最初に錐体に似た感覚細胞が形成され、後に桿体に似た感覚細胞に変化することを示唆した。日本産ウナギのレプトケファルスと深海性

の Macruridae 科仔魚においても、他の真骨魚類と同様に、初期には錐体に似た光感覚細胞を持っている可能性がある。

O'Connell (1981) は、北米産カタクチイワシの仔魚において10 mm SL から12 mm SL までは外顆粒層の核は2層であるが、その後すぐに3層以上に達し、疑いもなく桿体が形成されていると報告した。日本産マイワシにおいては、ヘマトキシリンに濃染する小さな核は15 mm SL 以上の仔魚で認められた。しかし、この時期の小さな核は楕円体も外節も持たず、それらは20 mm SL 以上で初めて観察された。Blaxter and Jones (1967) は、ニシン *C. harengus* の網膜では少なくとも長さ約20 mm までは桿体様構造は出現しないことを電子顕微鏡的研究によって実証した。*C. harengus* 仔魚ではヘマトキシリン濃染の小さな核は長さ約25 mm 以上で形成され、桿体はその後発達した (Blaxter and Jones, 1967)。一方、Sandy and Blaxter (1980) は長さ22 mm のニシン仔魚の網膜に形成初期の桿体を見出した。ゼブラフィッシュ *Brachydanio rerio* では、桿体の核様組織は受精後8日の仔魚に認められ、桿体は同12日の仔魚で最初に識別された (Branchek and Bremiller, 1984)。これらの研究から、仔魚の網膜に認められる2層の核は必ずしも機能的な桿体の出現を示すものではないかもしれない。一方、O'Connell (1981) は北米産カタクチイワシでは桿体は10 mm SL から出現し始めると考えた。その時期は、本種仔魚が薄明時に活発となり、垂直回遊を開始し始める時期 (Hunter and Sanchez, 1976) に一致するという。しかし、北米産カタクチイワシの機能的な桿体はもう少し遅く出現し、初期の垂直回遊は桿体の分化とは無関係に起こると推察される。前述のように、桿体の分化時期を調べるための間接法は多くの魚種で用いられているが、桿体の分化時期を正確に明らかにするためには、桿体を直接に観察することが必要である。

日本産マイワシにおいては、双錐体は桿体とほぼ同時に約20 mm SL 頃に形成された。Sandy and Blaxter (1980) によると、Dover sole においては、桿体様細胞と双錐体の形成は左側の眼の移動と変態が始まる頃に起こったという。桿体と双錐体の形成時期はマダイ (Kawamura *et al.*, 1984b) やハゼの1種 *O. marmoratus* (Senoo *et al.*, 1994) を始め多くの魚種で一致している。一方、ニシン *C. harengus* の双錐体は変態期の直前 (長さ28~30 mm) に認められ (Blaxter and Jones, 1967)、単錐体の融合は桿体分化の後に起こったという (Sandy and Blaxter, 1980)。更に、いくつかの他魚種、例えば、ヒラメ

(Kawamura and Ishida, 1985) やティラピア *Tilapia nilotica* (Kawamura and Washiyama, 1989) では、双錐体の形成は桿体よりやや遅れると報告されている。

第8節 感覚器の形成過程—Ⅱ. 嗅覚器, 味覚器, 側線感覚器, 聴覚・平衡感覚器

魚類は様々な感覚器を持ち、周囲の環境における多くの情報を感知するためにそれらを用いている。第3章第7節では日本産マイワシの網膜の発達過程を明らかにした。本節は、感覚器の中の嗅覚器, 味覚器, 側線感覚器および内耳の聴覚・平衡感覚器の発達過程について言及する。

嗅覚器および味覚器は化学感覚器として機能し、海水中に容存する臭いや味物質を受容する。側線感覚器および内耳は、機械的受容器として機能し、水流を感知することによって、体の平衡を保ち、聴覚刺激を受容する。

仔稚魚の生残にとって非常に重要である感覚器は、摂餌・捕食者からの逃避・垂直移動・群れの形成等に密接に関連すると思われ、その発達過程を調べることは初期生活史の理解に欠かせない (Kawamura *et al.*, 2003)。

これまでの感覚器官の発達過程に関する多くの研究は、主に、サケ・マス類、淡水魚、ニシン、異体類等で調べられてきた (例えば, Blaxter *et al.*, 1983; Blaxter, 1986)。最近では、これらの知見は、マダイ (Kawamura *et al.*, 1984b), イシダイ *Oplegnathus fasciatus* (石田, 川村, 1985), トラフグ *Takifugu rubripes* (石田, 川村, 1985), ヒラメ (Kawamura and Ishida, 1985), オオクチバス *Micropterus salmonoides*, ティラピア (Kawamura and Washiyama, 1989), ハゼの1種 *O. marmoratus* (Senoo *et al.*, 1994) およびキジハタ *Epinephelus akaara* (鈴木ら, 1996) について調べられている。

日本産マイワシの仔魚は、海産分離浮性卵から形態発育の低い段階でふ化する。多くの感覚器は、その後、他の器官と同様に形成される。そこで、本節においては、飼育魚と天然標本を用いて、眼以外の感覚器の分化過程を明らかにした。なお、本研究の一部は、Matsuoka (2001) によって報告されている。

試料と方法

組織学

プランクトンネットで採集された天然卵 (第2章第4節) をふ化させて飼育した24個体の仔魚 (3.6~11.2 mm NL) について検討した。これらの仔魚は水

温17.0~17.5℃で飼育し、摂餌開始期にワムシを投与した。4個体の天然仔魚 (8.95~16.45 mm NL) は、プランクトンネットで採集した。19個体の天然標本 (14.5 mm NL~35.6 mm SL) は、漁船から集魚灯を点け、掬い網で採集した。

これらの標本を Bouin 液や Zenker 液で固定し、パラフィンに包埋した。4~6 μ m の横断切片を作製した後、アルシャン青・ヘマトキシリン・エオシンで三重染色した。この組織切片を光学 (生物) 顕微鏡下で観察すると共に、顕微鏡写真を撮影した。

走査電子顕微鏡観察

12個体の飼育仔魚 (3.65~13.8 mm NL) と3個体の天然魚 (21.7~32.5 mm SL) を Karnovsky のパラホルムアルデヒドとグルタルアルデヒドの混合液で固定した。これらの標本を脱水し、臨界点乾燥法で乾燥し、イオンコーティングした。SEM 観察の後、ボラロイドフィルムで撮影した。

解剖学

65個体の標本について嗅版数を計測した。その内35個体の標本 (24.5~188 mm SL) はまき網で漁獲され、30個体の標本 (12.7 mm NL~33.5 mm SL) は、漁船から集魚灯を点け、掬い網で採集した。

左右両体側の嗅覚器を摘出し、嗅盤を取り出し、左右の嗅版数を計測した。鼻孔の発達は、鼻孔隔皮の発達程度により、以下の3段階に分かれた。ステージⅠ：鼻孔隔皮未形成、ステージⅡ：鼻孔隔皮発達途上、ステージⅢ：鼻孔隔皮完成。

結 果

嗅覚器

ふ化後4時間の仔魚では、嗅覚器は吻部前端に位置していた (Fig. 38A)。3.65 mm NL の仔魚の嗅覚器には、発達途上の絨毛感覚細胞および微絨毛感覚細胞が観察された (Fig. 38B)。ふ化後時間の同じ3.9 mm NL の仔魚では、絨毛感覚細胞および微絨毛感覚細胞が明瞭に分化しており、非感覚細胞の機械的絨毛も認められた (Fig. 38C)。

摂餌開始期のふ化後82時間の仔魚 (5.6 mm NL) では、嗅覚器は吻部の背方へ移動していた。それは口の形成と一致していた (Fig. 38D)。

18~19 mm SL 以下の仔魚における嗅覚器の形態学的特徴は基本的に摂餌開始期と同様であった。ただ、非感覚細胞の機械的絨毛が非常に増加していた (Fig. 38E)。

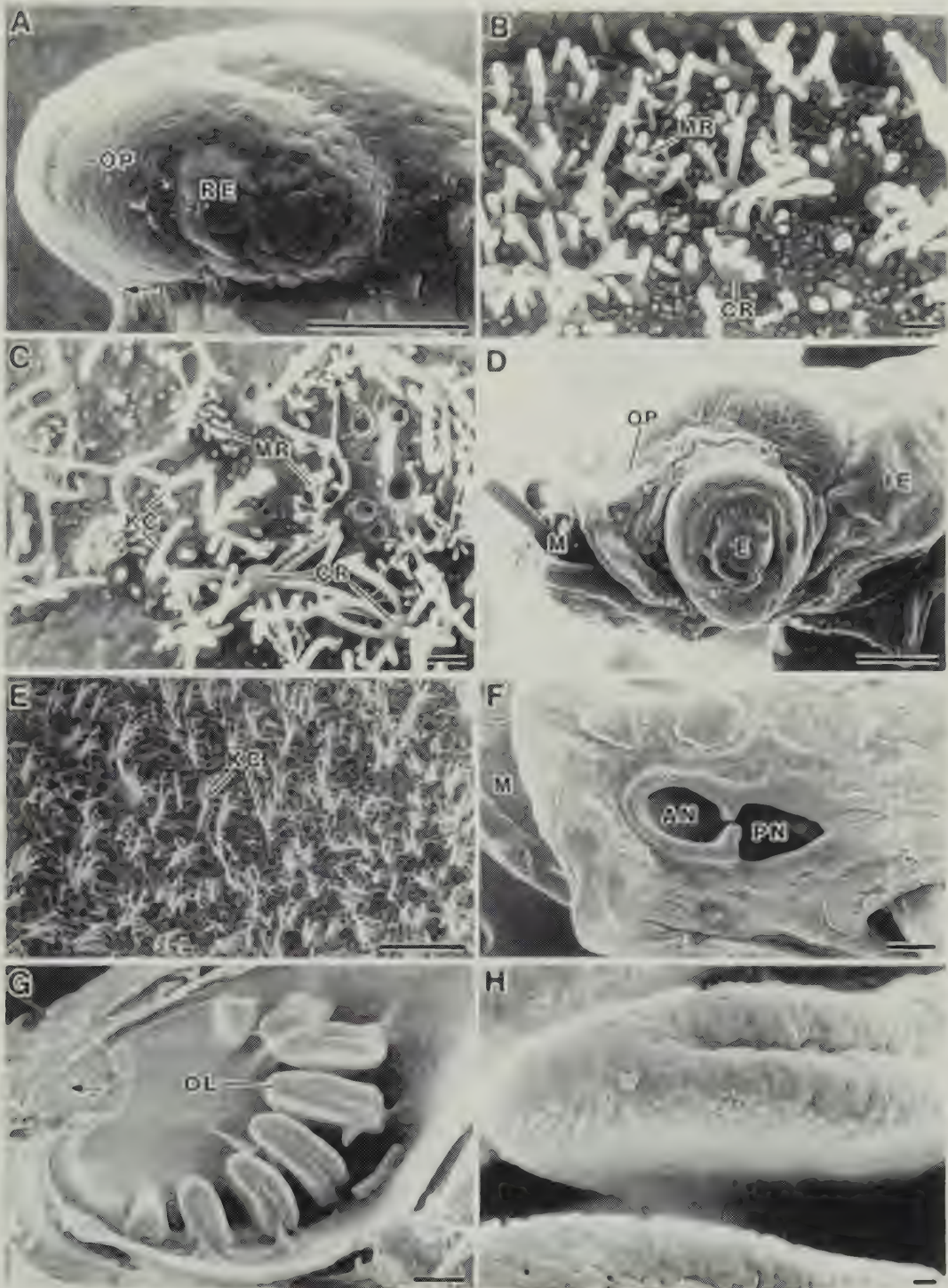


Fig. 38. Scanning electron micrographs showing development of the olfactory organ in the larva and early juvenile Japanese sardine. A: head of 4-hour-old larva of 3.9 mm NL showing the olfactory placode. An arrow shows anterior direction. B: developing ciliated olfactory epithelium of 4-hour-old larva of 3.65 mm NL. C: ciliated olfactory epithelium of 4-hour-old larva of 3.9 mm NL. D: head of 82-hour-old larva of 5.6 mm NL showing the olfactory placode. E: ciliated olfactory epithelium of 10.2-day-old larva of 10.45 mm NL showing numerous kinocilia. F: nostril of larva of 21.7 mm SL. G: olfactory lamellae of 32.5 mm SL specimen. An arrow showing anterior direction. H: high-power view of an olfactory lamella in G. AN, anterior nostril; CR, ciliated receptor cell; E, eye; IE, inner ear; KC, kinocilia; M, mouth; MR, microvillous receptor cell; OL, olfactory lamella; OP, olfactory placode; PN, posterior nostril; RE, rudimentary eye. Scale bars indicate 100 μm (A, D, F, G), 10 μm (E, H) and 1 μm (B, C).

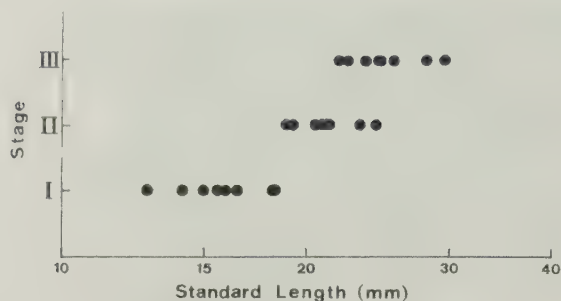


Fig. 39. Relationship between developmental stages of the nostril and standard length in Japanese sardine. Stage I, the inter-nostril epidermis is not formed. Stage II, developing. Stage III, completed.

前鼻孔と後鼻孔を分ける鼻孔隔皮は、18.25 mm SL までは形成されなかった（ステージ I, Fig. 39）。鼻孔隔皮は、鼻孔の中央において、2つの突起として形成され始めた（Fig. 38F）。発達途上の鼻孔隔皮を持った最も小さな個体は18.9 mm SLであり、最も大きな個体は24.2 mm SLであった（ステージ II）。鼻孔隔皮の2つの突起は、最小では、21.8 mm SLの個体（ステージ III, Fig. 39）で結合していた。嗅版は、嗅盤の感覚上皮が隆起して形成された。18.9 mm SLの仔魚において、最初の嗅版が嗅盤の後端に形成された。嗅版数は嗅盤の後端に沿って増加した（Fig. 38G, 32.5 mm SL）。嗅版の側面には、非常に多くの感覚細胞の繊毛や非感覚細胞の機械的繊毛が観察された（Fig. 38H）。

Fig. 40は、体長と嗅版数の関係を両対数グラフで示している。この図で、黒点は1988年と1989年にまき網で採集された標本である。白点は1990年に掬い網で採集した標本である。直線回帰によるアロメトリー式は、以下の通りである。

$$\log y = \log a + b \log x$$

y : 嗅版数

x : 体長

a, b : 定数

- ① $\log y = -5.299 + 4.153 \log x$
(18.9mm $\leq x \leq 33.5$ mm, 白点)
- ② $\log y = -3.220 + 2.872 \log x$
(24.5mm $\leq x \leq 29.0$ mm, 黒点)
- ③ $\log y = -0.369 + 0.948 \log x$
(31.0mm $\leq x \leq 60.5$ mm, 黒点)
- ④ $\log y = 0.952 + 0.213 \log x$
(67mm $\leq x \leq 188$ mm, 黒点)

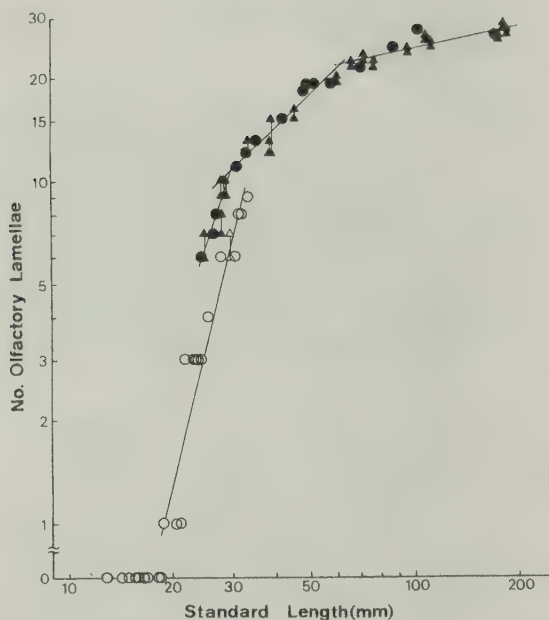


Fig. 40. Logarithmic plots showing relationship between the number of olfactory lamellae and standard length in Japanese sardine. Solid circle and triangle: specimens caught with a seine net in 1988 and 1989. Open circle and triangle: specimens caught with a scoop net in 1990. Triangles joined by a vertical line indicate different lamella numbers from the two sides of the nostrils in the same specimen.

②式と③式の変曲点は30.3 mmであった。③式と④式の変曲点は62.7 mmであった。嗅版数の最大は、182 mm SLの標本で28であった。

味蕾

表皮で被われた数個の味蕾原基（Fig. 41A）が10.6 mm NLの仔魚（ふ化後16.1日）の下鰓弓基部、上下両鰓弓の後部および咽頭部に初めて認められたが、まだ感覚毛を持っていなかった。先端に感覚毛を持った完成した味蕾は、11.2 mm NLの仔魚（ふ化後16.1日）で観察された（Fig. 41B）。

これらより大きな個体では、味蕾は口腔の上部および下部へと分布を拡張した。

側線感覚器

連続組織切片で調べたところ、3.6 mm および3.65 mm NL（ふ化後3.7時間）の仔魚では、頭部に2対および体側に10対の遊離感丘が認められた。Fig. 41Cと41Eはふ化後4時間の遊離感丘のSEM写真を示している。

頭部の感丘の数は、4.75 mm NL（ふ化後31.5時間）

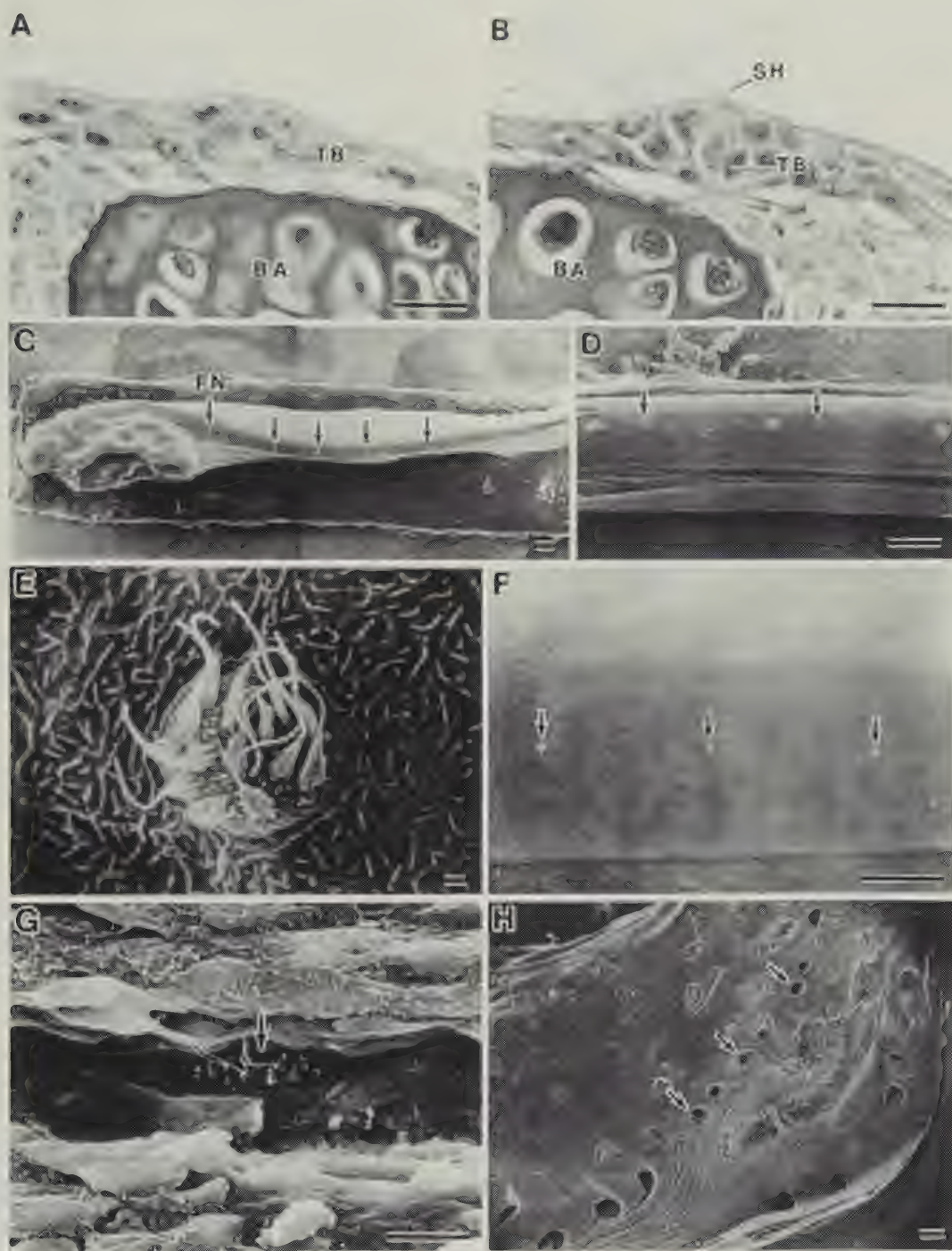


Fig. 41. Transverse histological sections of the taste buds and scanning electron micrographs showing development of the lateral line system in Japanese sardine. A: taste bud rudiment of 16.1 day-old larva of 10.6 mm NL. B: taste bud with sensory hairs of 16.1 day-old larva of 11.2 mm NL. C: free neuromasts (arrows) of 4 hour-old larva of 3.85 mm NL. D: newly formed free neuromasts (arrows) of 58.5 hour-old larva of 5.4 mm NL. E: magnified free neuromast on the trunk of 4 hour-old larva of 3.65 mm NL. F: free neuromasts (arrows) of 28.2 day-old larva of 13.8 mm NL. G: neuromast (arrow) sinking into the infraorbital canal of 21.7 mm SL larva. H: pores of the preopercular canal (arrows) of 32.5 mm SL specimen. BA, branchial arch; FN, free neuromast; SH, sensory hairs; TB, taste bud. Scale bars indicate 100 μ m (C, D, F, H), 10 μ m (A, B, G) and 1 μ m (E).

の仔魚では4対, 4.85 mm NL (ふ化後53時間) の仔魚では7対, 4.8 mm NL (ふ化後77.5時間, 摂餌開始期) では, 10対に増加した。体側の感丘数は, ふ化後31.5時間の仔魚では11または12対, ふ化後53時間の仔魚では12対となった。Fig. 41D はふ化後58.5時間の仔魚の遊離感丘のSEM写真を示している。体側の感丘数は, ふ化後77.5時間の仔魚でも12対であった。

9.65 mm NL の仔魚 (ふ化後12.2日) の頭部の感丘数は14対であり, 体側では, 左右で26個と30個であった。体側の感丘の多くは筋節間の筋隔膜上に認められた。これらの感丘は, 成長に従い, 次第に扁平になった (Fig. 41F, 13.8 mm NL, ふ化後28.2日のSEM写真)。21.7 mm SL の仔魚では, 感丘は周囲が表皮の溝に囲まれていたが明瞭に認められた。しかし, 22.0 mm SL の仔魚では痕跡的となった。31.8 mm SL の個体では, 体側の感丘を見いだすことは出来なかった。

頭部側線管は, 20.9 mm SL の仔魚において lateral recess の部位で発達し始めていた。感丘は, 側線管中に埋没し始めていた (Fig. 41G)。Infraorbital canal および mandibular canal は, supraorbital canal および preopercular canal より先に形成された。32.5 mm SL の個体では, これらの頭部側線管は完成していた (Fig. 41H)。

内耳

3.75 mm NL (ふ化後5.7時間) の仔魚では, 内耳は卵形の auditory vesicle の状態で, その中に2つの耳石 (sagitta と lapillus) を持っていた。感覚表皮は腹側に位置し, utricular macula および saccular macula を伴っていた。感覚表皮には, 感覚毛は認められなかった (Fig. 42A)。

三半規管の上部および側部突起は, 5.5 mm NL の仔魚 (ふ化後32時間) で観察された (Fig. 42B)。4.65 mm NL の仔魚 (ふ化後49.5時間) では, auditory vesicle は明らかに伸張し, crista 原基を伴った3本の semicircular canal (anterior vertical, horizontal vertical および posterior vertical) が形成されていた (Fig. 42C)。

摂餌開始期の5.4 mm NL の仔魚 (ふ化後79.5時間) においては, auditory vesicle (内耳) は十分に拡張していた (Fig. 42D)。Utricular macula および saccular macula は先端に感覚毛を持ち, semicircular canal の crista は感丘を伴っていた。18~19 mm SL より小さい仔魚の内耳構造は, saccular 部分の腹面がやや凹んでいる点および内耳が軟骨で被われ始めている点を除いて, 摂餌開始期の状態とほぼ同じであった (Fig. 42E)。

18.6 mm SL の仔魚では, saccular pocket が明らかに凹んでいた。また, lagena の sensory macula が初めて観察されたが, lagena pocket は形成されていなかった。Prootic bulla が形成され, precoelomic capillary を通して鰾と繋がっていた。しかし, 鰾にはまだガスは充満していなかった。Lagena pocket は 20.9 mm SL の仔魚で形成されていた (Fig. 42F)。Prootic bulla は完全にガスで充満され, utricular acula および lateral recess と結合していた。Saccular pocket は, 発達して saccular sac となり, recessus utriculi を通して utricle と連結した (Fig. 42G)。Recessus utriculi の直径は, 29.5 mm, 32.15 mm および 35.6 mm SL の個体で, 各々, 66, 26, 15 μ m となった。後者2個体では内耳構造は完成していた。

考 察

マイワシの仔魚 (ふ化後4時間) の嗅覚器においては, 繊毛および微繊毛の感覚細胞が分化していた。このような2種類の感覚細胞は, Dover sole のふ化後1~2日の仔魚 (Appelbaum *et al.*, 1983), ふ化直後のイシダイの仔魚 (石田, 川村, 1985), ふ化後3日のオオクチバスの仔魚 (Kawamura and Washiyama, 1989) およびふ化後1.5日のティラピアの仔魚 (Kawamura and Washiyama, 1989) のような早い段階で観察されている。この結果から, マイワシの嗅覚機能は, 北米産カタクチイワシ (O'Connell, 1981) と同様に, ふ化後まもなく機能すると考えられる。川村 (1991) は, 「真骨魚類においては, 眼の色素沈着や口器の形成より早い段階で olfactory pit が拡張し, 嗅覚器が機能し始める」と指摘している。

マイワシの仔魚においては, 繊毛および微繊毛を持った感覚細胞および繊毛を持った非感覚細胞が認められた。しかし, rod cell は観察されなかった。Rod cell は, マダイ, イシダイ (石田, 川村, 1985) およびヒラメ (Kawamura and Ishida, 1985) で認められている。一方, オオクチバス, ティラピア (Kawamura and Washiyama, 1989) およびニジマス *Oncorhynchus mykiss* (Zielinski and Hara, 1988) では観察されていない。Eller *et al.* (1985) は, rod cell は固定の際に, 繊毛細胞の表面が人工的に変質したものかもしれないと示唆している。

Yamamoto and Ueda (1978) は, マイワシの約12 cm の標本では, 少数の非感覚細胞 (タイプ1の繊毛細胞) が存在すると報告した。しかし, 本研究では, 本種の仔魚期において, 非感覚細胞の繊毛が多数存在することを明かにした。機械的繊毛は, あ

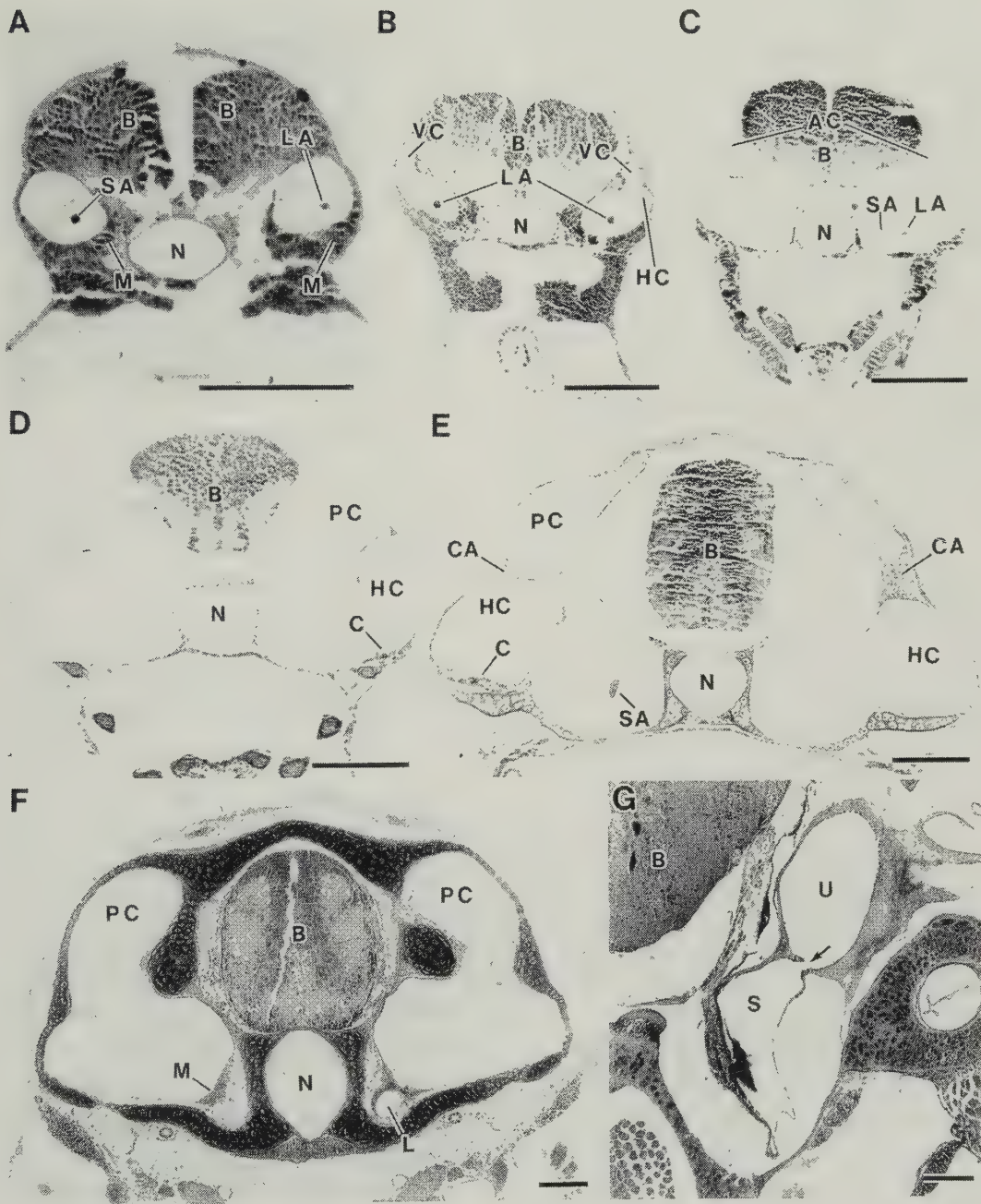


Fig. 42. Transverse histological sections showing development of the inner ear in Japanese sardine. A: auditory vesicle with the otolith and sensory macula of 5.7 hour-old larva of 3.75 mm NL. B: auditory vesicle of a 32 hour-old larva of 5.5 mm NL showing the initial formation of the semicircular canals. C: auditory vesicle of 49.5 hour-old larva of 4.65 mm NL. D: inner ear of 79.5 hour-old larva of 5.4 mm NL. E: inner ear of 16.1 day-old larva of 10.6 mm NL. F: inner ear of 20.9 mm SL larva showing the formation of the lagena. G: complete saccule in 35.6 mm SL juvenile and the recessus utriculi (arrow). AC, anterior vertical canal; B, brain; C, crista; CA, cartilage; HC, horizontal canal; L, lagena; LA, lapillus; M, macula; N, notochord; PC, posterior vertical canal; S, saccule; SA, sagitta; U, utricle; VC, vertical canal. Scale bars indicate 100 μ m.

まり活動的ではないステージにおいて、嗅覚器上を通る水に流れを生産すると考えられる (Kawamura and Washiyama, 1989)。後に、遊泳力が発達し、accessory nasal sac の発達 (Burne, 1909) によって鼻の換水システムが増大することによって、これらの数は次第に減少すると思われる。

真骨魚類の嗅版数は成長に伴って増加した後、種特有の一定数に達する (上田ら, 1981) と言われている。Yamamoto and Ueda (1978) は 12 cm のマイワシが 24 の嗅版を持っていたと報告している。本研究では、182 mm SL の標本は 28 の嗅版を持っていた。④式の傾きは 0.213 であり、より大きな個体ほど多くの嗅版を持つ可能性がある。一方、①式と②式を比較すると、同じ体長範囲内では、まき網で採集された個体の方が掬い網で採集された個体より嗅版数が多い結果となった。このことは、まき網で採集された個体は、採集時に苦悶死する結果、体が強く収縮するためと思われる。

マイワシでは、摂餌開始期に味蕾は認められなかった。完成した味蕾は、11.2 mm NL (ふ化後 16.1 日) に初めて観察された。マダイでは、ふ化後 15 日に (岩井, 1981)、ヒラメでは、ふ化後 12 日 (Kawamura and Ishida, 1985) に初めて味蕾が認められている。このことは、石田、川村 (1985) が指摘しているように、これらの海産真骨魚類の仔魚では、摂餌開始期に味覚機能は働いていないことを示している。

ニシン目魚類においては、頭部には側線管が発達しているが、体側にはない。本目魚類における遊離感丘の発達過程や分布構造については、あまり解明されていない (Blaxter *et al.*, 1983)。ふ化直後のピルチャード仔魚は、体側に 7～8 対の感丘を持つこと (Blaxter, 1969)、および、北米産カタクチイワシのふ化直後の仔魚は、体側に 1 列の感丘、頭部に 3～4 対の感丘を持ち、成長に伴って数が増加すること (O'Connell, 1981) が知られている。ふ化直後のニシン *C. harengus* 仔魚は、体側に 10 対、頭部に 6～8 対の感丘を持っていることが観察されている (Blaxter *et al.*, 1983)。本研究では、マイワシの仔魚 (ふ化後 4 時間) は、体側に 10 対、頭部に 2 対の感丘を持っていた。その後、頭部の感丘数は顕著に増加し、摂餌開始期には 10 対になった。一方、体側の感丘は 12 対に止まった。以上のことから、ピルチャード、北米産カタクチイワシおよびマイワシのような分離浮性卵から産まれる仔魚は、ニシンのような沈性卵から産まれる仔魚に比べて遊離感丘の発達状態が遅れていると考えられる。

黒田 (1991b) は、マイワシの体側部の遊離感丘は、全長約 7 mm から減少し、10～11 mm までに殆ど消滅

すると報告している。本研究の SEM 観察によると、13.8 mm NL の個体では、感丘は早期のものより扁平になっていたが明瞭に認められた。22.0 mm SL の仔魚が痕跡的な遊離感丘を持っていたことおよび 31.8 mm SL の仔魚には遊離感丘は全く認められなかったことから考えると、これらの遊離感丘が消滅するのがあるいは形態的に変化するのかという疑問に答え得る更なる研究が必要である。

マイワシの頭部側線管は、他のニシン目魚類 (Allen *et al.*, 1976; O'Connell, 1981; Blaxter, 1987) と同様に、lateral recess において発達を開始した。Lateral recess は、マイワシでは 20.9 mm SL から形成された。他魚種では、これよりやや小さく、大西洋ニシンで 18～20 mm (Allen *et al.*, 1976)、北米産カタクチイワシで 18～20 mm (O'Connell, 1981) および大西洋メンハーデン *Brevoortia tyrannus* では 17 mm であった (Blaxter, 1987)。マイワシの頭部側線管の形成は、32.5 mm SL で完了した。一方、大西洋ニシンではこれよりかなり大きく、50～60 mm であるという (Allen *et al.*, 1976)。

真骨魚類の内耳は、機能的に 2 つの分化した器官から成る。1 つは平衡感覚器としての utricle と三半規管で、他方は聴覚器官としての saccule と lagena である (Hoss and Blaxter, 1982)。真骨魚類における内耳の初期発育、特に組織学的および生理学的発達過程に関しては余り研究が行われていない (Hoss and Blaxter, 1982; Blaxter, 1986)。これまでに、ヒラメ (Kawamura and Ishida, 1985)、オオクチバス (Kawamura and Washiyama, 1989) およびハゼの 1 種 *O. marmoratus* (Senoo *et al.*, 1994) のふ化直後の仔魚の内耳は、マイワシと同様に 2 つの耳石を持った球形の耳胞であったと報告されている。

マイワシでは、cristae を伴った 3 つの三半規管はふ化後 79.5 時間までに形成された。この点から、cristae を伴った 3 つの三半規管の形成は、仔魚が摂餌開始期の少し前から正位姿勢で泳ぐ際の体の平衡感覚に必要不可欠であると考えられる。

Prootic bulla は 20.9 mm SL でガスが充満し、utricle と管で繋がった。Prootic bulla と鰾が連結したシステムは、微妙な空気圧の変動を感知し、排気量やガスの充満量を決定する機能があると考えられるため (Blaxter, 1987)、マイワシの仔魚は、このサイズ以降には聴覚とともに空気圧を認知することができると思われる。内耳の中で最後に形成される lagena は 20.9 mm SL で認められ、完全な saccular sack は約 32 mm SL までに形成された。これらの 2 つの器官と prootic bulla - 鰾システムは、聴覚機能と密接に関連

しているため、聴覚機能は稚魚期以降更に増大するものと思われる。

第3章 産卵生態

第1節 成熟と産卵間隔

浮魚類の資源量推定法の一つに“卵数法”がある。これは産卵調査（卵・仔稚魚の分布様式や分布量を知るための調査）の結果から総産卵量を推定し、これを雌1個体の産卵数および親魚中の雌の占める割合で除して、親魚資源量を推定する方法である（渡部, 1983）。マイワシが1産卵期間中に何回産卵するのかという点は、雌1個体の産卵数を知る上で重要なパラメータであり、以前から論議されてきた。この点に関して、石田ら（1959）は卵巣の組織学的検討によって、少なくとも2回、1部は3回以上産卵し、産卵間隔は1週間から2週間以内と推定した。また、Nakai（1962b）は卵形組成から年に2～3回産卵すると考えた。一方、宇佐美（1964）は卵径組成を調べた結果、1個体が2地域以上で産卵しないとすれば、1年に1回産卵すると考えるべきであろうとしている。最近では、Matsuura *et al.*（1991）は組織学的研究に基づき、少なくとも2回は産卵するであろうと報告している。また、Murayama *et al.*（1994）も多回産卵魚であることを示唆しているが、実際の産卵回数や産卵周期についての明確な結論は得られていない。

一方、天然産卵群の産卵周期を推定する方法として、排卵後濾胞を用いる方法がある（Hunter and Macewicz, 1985）。これは同じ日に排卵した濾胞を持つ個体の割合から、群としての平均的な産卵周期を求めるものである。このためには排卵後濾胞の組織像の時間的変化を調べる必要があり、これまでにホルモン投与により産卵誘発された日本産マイワシ（白石ら*）とペルー産マイワシ *S. sagax*（Goldberg *et al.*, 1984）の報告がある。本節では、天然海域における日本産マイワシの排卵後濾胞の消失過程と、それから推測される産卵周期（多回産卵魚と仮定した場合）について検討した。なお、本研究の一部は、松岡（1997）によって報告されている。

試料と方法

供試魚は、1993年3月13日と14日に西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」によって、天草西沖の近接し

た2地点（北緯32°26.1′、東経129°33.9′と北緯32°25.9′、東経129°27.0′）（Fig. 43）で、刺網によって採集した。産卵開始時刻（伊藤ら, 1954；松浦, 1992）と思われる20時から20時30分の間、産卵水深と推定される水深35～40 m付近に1反の刺網（目合48 mm, 全長50 m, 網幅10 m）を沈降させた結果、3月13日には143個体、14日には250個体が得られた。なお、24時にも採集を試みたが1個体も得られなかった。採集時における4 m水深の水温は、13日には18.8℃、14日には17.0℃であった。また、採集地点付近の観測定点における50 m水深の水温は17.5℃であった。この他に、1993年4月29日に同様の方法（北緯31°59.6′、東経129°43.6′）で採集された雌4個体も標本として用いた。

得られた標本のうち、3月13日採集群の雌45個体と14日採集群の雌60個体については、体重と被鱗体長（以下体長, SL）を測定後、直ちに卵巣を摘出して10%中性ホルマリン（磷酸水素二ナトリウムおよび磷酸二水素ナトリウムによる）（Hunter, 1985）で固定し、後に組織切片（厚さ5～7 μm, ヘマトキシリン・エオシン染色）を作製した。また、固定した卵巣の一部を取り出し、ピンセットで卵細胞を個別に分離した後、実体顕微鏡で観察すると共に写真撮影を行った。雄については凍結保存後、体重、SLおよび精巣重量を計測した。4月に採集された雌個体についても同様に組織切片を作製した。

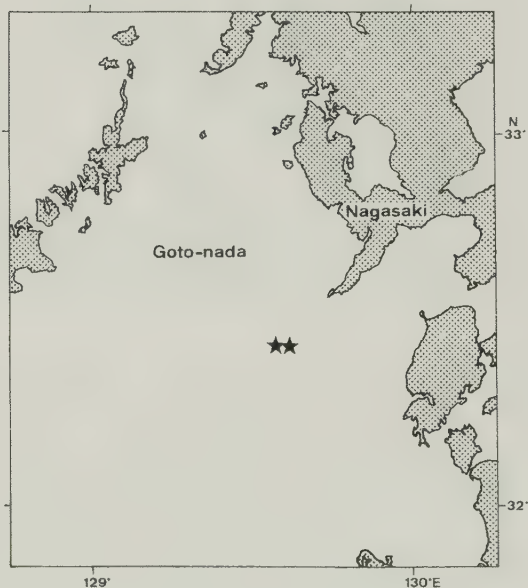


Fig. 43. Sampling sites of Japanese sardine, represented by asterisks.

*白石 学, 淡路雅彦, 金 庚吉, 池田和夫, 秋山敏雄, 山本剛史, 香川浩彦, 広瀬慶二, 1990: 飼育下におけるマイワシの産卵と排卵後濾胞について, 平成2年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 70.

結果および考察

採集されたマイワシの雌は20~22 cm SLの個体が大半で、3月13日採集群のGSI(生殖腺重量 $\times 100$ /体重)は低い値を示す個体が多く、最大でも10.9であった(Fig. 44A)。一方、14日採集群のGSIは全体に高い値を示し、最大は23.4であった(Fig. 44B)。雄は19~21 cm SLと雌よりやや小さく、GSIは13日および14日採集群とも10未満であった。雌のGSIの違いからみて、13日と14日の採集群は別の産卵群の可能性が高い。4月に採集された雌個体のGSIは1.0前後であった。3月に採集された雌の中には排卵直後の吸水卵を持つ個体が含まれており、吸水した卵母細胞は非常に薄い濾胞に包まれていた(Fig. 45A)。排卵後濾胞の組織像は少なくとも以下の3段階が明瞭に識別された。

退行ステージ0：排卵直後の濾胞は薄くて褶曲が多く、広い内腔を持っていた(Fig. 45B)。排卵後やや時間が経過した濾胞(産卵開始時刻から推定して1時間以内)は、容積が小さくなり、褶曲は減少していた。濾胞は厚くなり、内腔はヘマトキシリン陽性の液で満たされていた。濾胞は外側の莢膜層と内側の顆粒層からなり、顆粒細胞は1列に規則的に配列し、その核は丸く、ヘマトキシリンで均一に染色された。空胞は殆ど無く、退行の状態は全く認められなかった(Fig.

45C)。以上のような排卵後濾胞を持つものを当日産卵個体(産卵後0日)とした。Fig. 45Dはステージ0の個体の実体顕微鏡像であり、多くの排卵後濾胞が容易に識別された。また、産卵されなかった吸水卵が僅かに残留していた。

退行ステージ1：顆粒細胞の配列に乱れが生じ、所々で寸断された状態となった。顆粒細胞の核に核凝縮が起こり、ヘマトキシリンに濃く染まる部分と薄く染まる部分が認められた。また、空胞も多く検出されるといった退行的特徴が顕著となった(Fig. 45E)。以上のような排卵後濾胞を持つものを産卵後1日の個体とした。実体顕微鏡観察によると、ステージ1の排卵後濾胞はステージ0に比べて小さくなり、数も減少していた(Fig. 45F)。

退行ステージ2：顆粒細胞の吸収がかなり進み、僅かに残るだけとなったのに対し、莢膜層は比較的厚かった(Fig. 45G)。Dickerson *et al.* (1992) はマサバ *S. japonicus* において、排卵後48時間の濾胞の莢膜層がかなり厚いことを報告している。このような排卵後濾胞を持つものを産卵後2日の個体とした。ステージ2の排卵後濾胞は非常に小さく、実体顕微鏡下では僅かに認められるだけとなった(Fig. 45H)。

この他にも、更に退行した排卵後濾胞ではないかと思われる組織像も観察されたが、 β 段階の閉鎖濾胞(卵母細胞の再吸収の完了後で、変形した顆粒細胞と

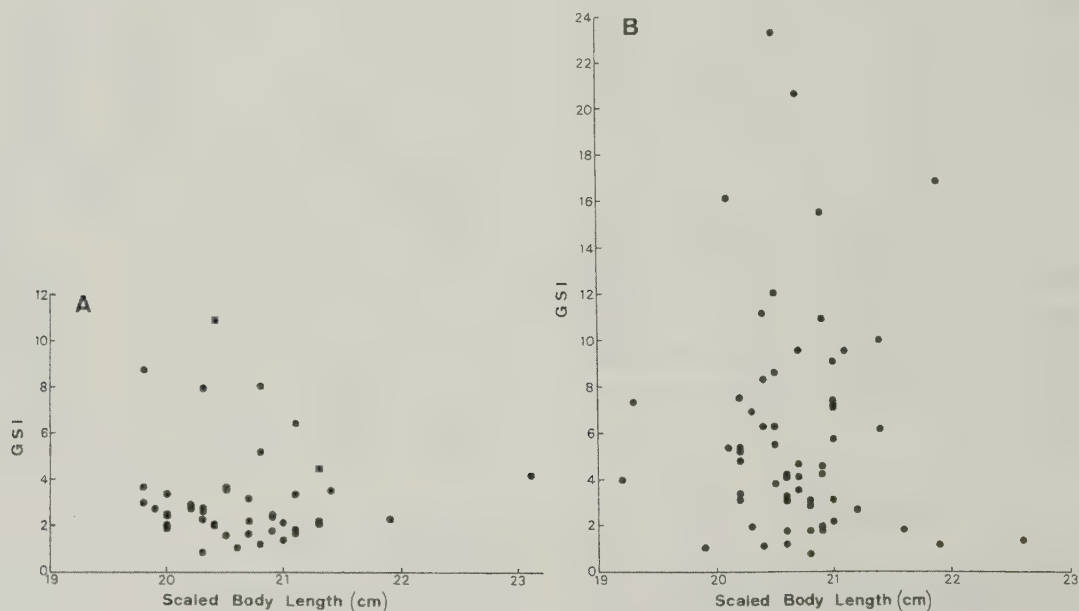


Fig. 44. Relationship between gonadosomatic index (GSI) and scaled body length of the female Japanese sardines. A: sardines collected on March 13, 1993. B: sardines collected on March 14, 1993.

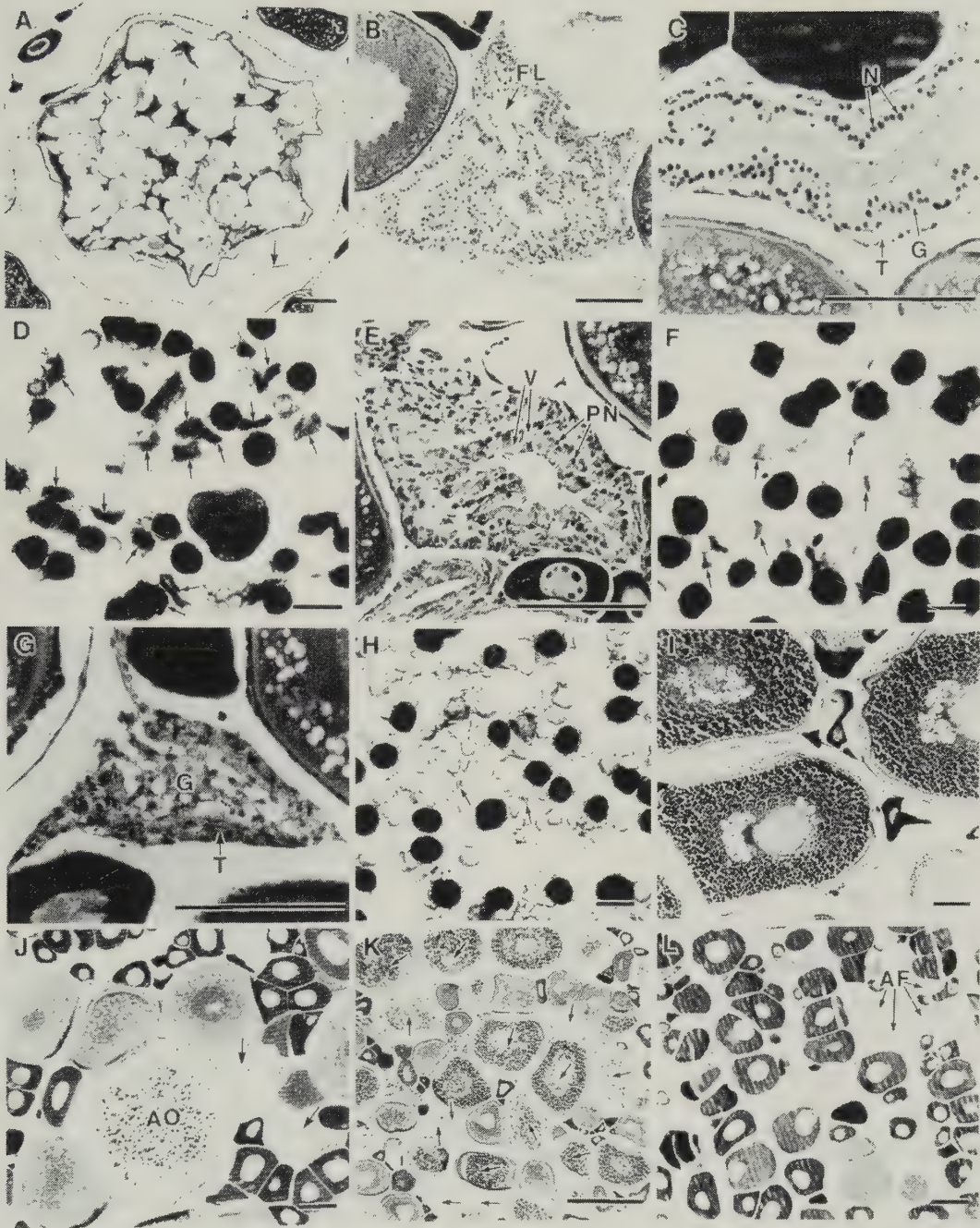


Fig. 45. Photomicrographs of oocytes and postovulatory follicles of Japanese sardines. A: hydrated oocyte and thin ovarian follicle (arrow). B: postovulatory follicle (POF) immediately after ovulation. C: POF at regressing stage 0 with no degeneration of granulosa cells. D: POF (arrows) at regressing stage 0 and remaining oocytes observed by stereomicroscope. E: POF at regressing stage 1 with disordered arrangement of granulosa cells and pycnotic nuclei. F: POF (arrows) at regressing stage 1 observed by stereomicroscope. G: POF at regressing stage 2 with marked degeneration of granulosa cells. H: POF (arrows) at regressing stage 2 observed by stereomicroscope. I: oocytes at the migratory nucleus stage. J: atretic oocyte not spawned and POF (arrows) at regressing stage 1. K: many atretic oocytes (arrows) in an ovary indicating unsuccessful spawning. L: postspawning stage consisting of immature oocytes and atretic follicles. AF, atretic follicle; AO, atretic oocyte; FL, follicular lumen; G, granulosa cell; N, nucleus of the granulosa cell; PN, pycnotic nucleus; T, thecal cell; V, vesicle. Scale bars indicate 0.1 mm (A, B, C, E, G, I, J, L) and 0.5 mm (D, F, H, K).

薄い莢膜と血管層からなる) (Hunter and Macewicz, 1985) との区別がやや困難であった。従って、日本産マイワシの排卵後濾胞は排卵(産卵)後2日まで識別可能であった。以上の結果はペルー産マイワシ (Goldberg *et al.*, 1984) の報告とほぼ同様であり、退行ステージ0はペルー産マイワシの産卵後0~6時間後(0日)に、退行ステージ1は7~30時間後(1日)に、退行ステージ2は31~53時間後(2日)の組織像にはほぼ相当した。白石* (前記) は、水温17℃において産卵後48時間目で排卵後濾胞と結合組織との明瞭な識別が困難になると報告している。今回の採集点付近の水深50 mの水温は17.5℃とやや高かったが、前述のように、産卵後2日まで濾胞の識別は充分可能であった。

排卵後濾胞以外の卵巢組織像から以下の観察結果が得られた。吸水段階に達する前の卵巢卵のうち、最も発育の進んだ卵は核移動期の初期に達していた (Fig. 45 I)。北米産カタクチイワシ (Hunter and Macewicz, 1985)、日本産カタクチイワシ (船越,

1990) やマサバ (Dickerson *et al.*, 1992) の例から、これらの卵は恐らく翌日の前夜半 (例えば、伊東ら, 1954; 松浦, 1992; 森本, 1993) に産卵されるものと考えられた。また、産卵後に一部の吸水卵やあるいはやや発育の遅れた卵が残留卵として残り、濾胞の肥厚した顆粒細胞に再吸収される像 (α 段階の閉鎖濾胞) (Hunter and Macewicz, 1985) が認められた。Fig. 45J は排卵後1日の濾胞と残留卵の再吸収像が観察された例で、少なくとも2回の産卵を経ている可能性が高い。一方、核移動期の卵を持ち、GSIが高く、再吸収像や β 段階の閉鎖濾胞が全く認められない個体は初めて産卵するものと考えられた。また、一部には発達した卵巢卵の大部分が退行変性(再吸収)したものも見出された (Fig. 45K)。このような退行変性卵巢は村山ら (1990) や青山, 村山 (1991) でも報告されている。これらの卵巢を持つ個体は何らかの原因で産卵に失敗したものと思われるが、GSIは4.0, 6.9, 7.9, 8.7と比較的高く (Fig. 44A, B), 次の産卵を行う可能性は否定できない。Fig. 45L は既に産卵を終了した

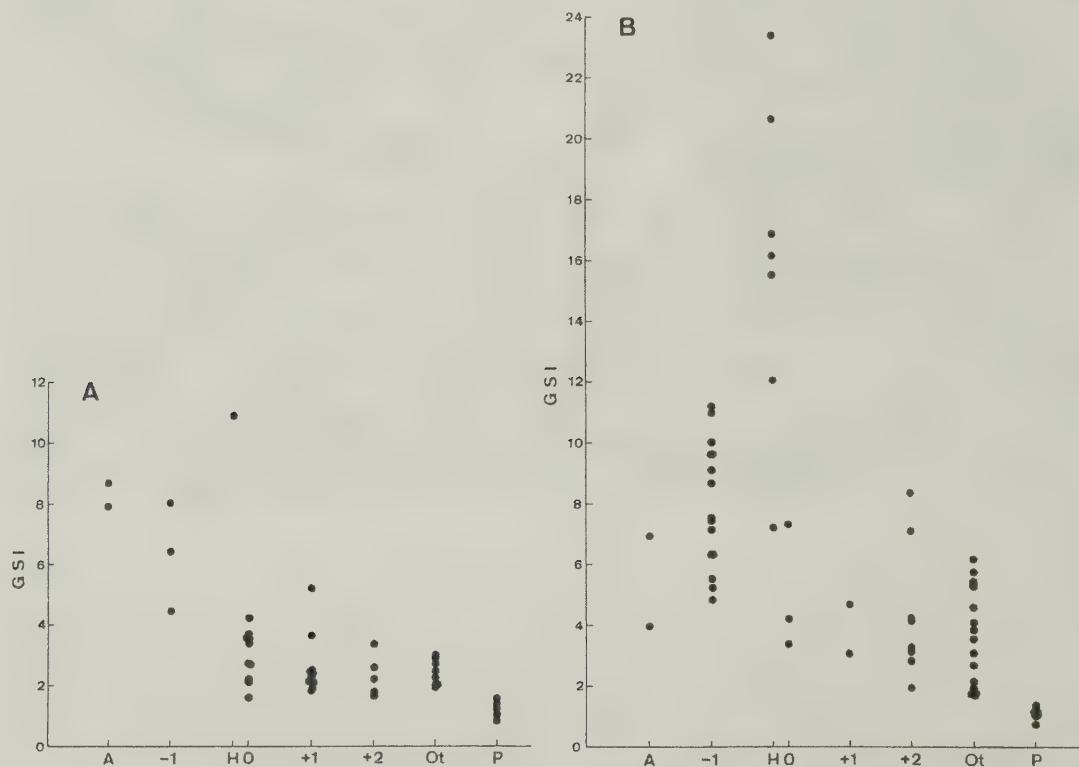


Fig. 46. Relationship between GSI and gonad stages estimated by ovarian histology of the female Japanese sardines. A: sardines collected on March 13, 1993. B: sardines collected on March 14, 1993. A, atretic gonad; H, hydrated oocyte; -1, one day before spawning; 0, immediately after spawning; Ot, others; P, postspawning; +1, one day after spawning; +2; two days after spawning.

卵巣で、多くの $a \sim \delta$ 段階の閉鎖濾胞 (Hunter and Macewicz, 1985) と未成熟卵が認められた。Fig. 46A は 3 月 13 日採集の 45 個体について、卵巣のステージ区分と GSI の関係を示したものである。A は退行変性卵、 -1 は核移動期 (産卵前日)、H は産卵の直前の吸水卵、0 は産卵後 0 日の濾胞を持つもの、 $+1$ および $+2$ は各々産卵後 1 日および 2 日の濾胞を持つもの、Ot はその他、P は産卵終了個体を示している。この群は吸水卵を持つものが GSI 10.9 の 1 個体のみであるのに対し、産卵後 0 日の濾胞を持つもの (GSI 1.6~4.2) が 10 個体と多く認められ、当日は産卵が早い時間帯に行われたと思われる。また、産卵前日のもの (GSI 4.5~8.0) は 3 個体と少なく、産卵後 1 日の濾胞を持つ個体の GSI は 1.8~5.2、産卵後 2 日の濾胞を持つ個体では 1.6~3.3、その他の個体では 1.9~3.0 と低い値を示した。産卵を終了した 5 個体の GSI は 0.8~1.6 であった。従って、この群は全体として産卵がかなり進行し、終了に向かっていることが伺えた。Fig. 46B は 3 月 14 日採集の 60 個体について同様の関係を示したものである。産卵前日のものは 15 個体と多く、GSI の範囲は 4.8~11.2 と広がった。吸水卵を持つものは 7 個体で、GSI は 7.2~23.4 と広範囲に及んだ。産卵直後の濾胞を持つもの (GSI 3.4~7.3) は 3 個体と少なく、この採集時点の後に産卵を行う個体が多かったと思われる。産卵後 2 日の濾胞を持つ個体の GSI は 1.9~8.4、その他の個体では 1.7~6.2 と、比較的高い GSI を持つものが含まれていた。このように各ステージで GSI の幅が広いのは、初回産卵のものから 2 回目あるいはそれ以上の個体が混在していたためではないかと考えられる。産卵を終了した 6 個体の GSI は 0.8~1.4 であった。また、4 月に採集されたものは全て産卵終了個

体で、GSI は 0.7~1.6 であった。

Table 4 は、各産卵日の産卵個体の割合から産卵周期を推定した例である。産卵後 0 日の個体は、吸水卵を持つものと産卵当日の排卵後濾胞を持つものを合計した値である。3 月 13 日には 45 個体中 11 個体が産卵後 0 日で、11/45 の逆数である 4.1 がこの群の平均的産卵周期 (日数) の 1 例ということになる。例えば、100 個体のうち 10 個体が産卵後 0 日だったとする、10/100 の逆数は 10 である。毎日 10 個体が産卵したとするなら、10 日間で 100 個体が産卵することになる。従って、群としての産卵周期は 10 日ということになる。産卵後 1 日の濾胞を持つ個体から推定した場合も 4.1 日と同じ値を示した。しかし、産卵前日と産卵後 2 日の個体から推定した場合には、それぞれ 15.0 日および 9.0 日と高い値を示した。3 月 14 日には 60 個体中 10 個体が産卵後 0 日で、産卵周期は 6.0 日となった。産卵前日と産卵後 2 日の個体から推定した場合には、それぞれ 4.0 日および 7.5 日と近い値を示したが、産卵後 1 日の個体の場合には 30.0 日と非常に高い値を示した。以上のように各推定値にはばらつきがあるのは、観察個体数がやや少ないことの他に、刺網採集による産卵親魚組成のばらつきあるいは産卵する個体の割合が日によりかなり異なることと関連があるのかもしれない。最後の点については、天然海域の同一地点におけるプランクトンネットの反復曳網の結果、マイワシ採集卵数が短期的に大きく異なること (第 3 章第 5 節) からその可能性が伺える。このように各推定値の変動に関しては更に検討する必要があるが、最も確実にかつ容易に査定された産卵後 0 日の個体から推定すると、マイワシの平均的産卵周期として 4~6 日という推定値が得られた。白石、藤井 (1990) は一過性ホルモンを投

Table 4. Days after (and before) spawning and spawning intervals determined from ovarian histology of Japanese sardine

Samples on March 13, 1993				
	- 1	0	+ 1	+ 2
No. of individuals	3	11	11	5
%	6.7	24.4	24.4	11.1
Spawning interval (days)	15.0	4.1	4.1	9.0
Sampling on March 14, 1993				
	- 1	0	+ 1	+ 2
No. of individuals	15	10	2	8
%	25.0	16.7	3.3	13.3
Spawning interval (days)	4.0	6.0	30.0	7.5

与したマイワシが8～9日目に再び産卵を行ったことを報告している。また、松浦（1992）は午前2時から5時において約1/3の個体が新しい排卵後濾胞を有していたことから、産卵周期が3日であることを示唆している。一方、今回観察した個体の一部に、産卵後3日以上経過したものではないかと思われる濾胞様組織像と核移動期卵の両者を持つものが認められた。このことから、マイワシの産卵周期は少なくとも4日以上ではないかと考えられた。

本研究の観察の主体はマイワシの産卵期間中の一時期のものであり、供試個体数も少なかった。従って、今後産卵期全体を通して調査し、観察個体数を大幅に増やして、より正確な産卵周期を明らかにする必要がある。また、ホルモンを用いないで自然産卵させ、より天然海域に近い状態での産卵生態を明らかにする必要がある。

第2節 産卵時刻と天然海域での卵発生—カタクチイワシとの関連

マイワシおよびカタクチイワシは共に多獲性浮魚類に含まれるが、前者が450倍以上の資源変動を示すのに対して、後者では約3倍と変動の幅は比較的小さい（鶴田，1992）。このように異なる両種を比較研究することは、浮魚類間の生態の違いを解明することにつながると考えられる。そこで、本節では産卵時刻と卵発生過程について検討した。

マイワシの産卵時刻については比較的多くの報告があり（伊東ら，1954；中井ら，1955；松浦，1992；白石，1992；森本，1993），何れも前夜半に産卵が行われることが明らかにされている。本種はこれまでのところ飼育下でホルモンを使用せずに自然産卵させた例はなく（白石，1997），上記の報告は何れも天然海域におけるものである。天然海域での卵発生過程については、伊東ら（1954）が能登海域における1時間おき24回の連続採集によって得られた卵をステージ分けして示しているのみである。一方、カタクチイワシについては飼育下における自然産卵が可能であり、飼育下での産卵時刻（高尾ら，1983；Kawaguchi *et al.*, 1990；鶴田，1992）と天然海域での産卵時刻（中井ら，1955；山田，1958；畔田，1981；中田，今井，1981；桑原，鈴木，1984）が報告されている。このうち本種の産卵が後夜半に行われると推定した山田（1958）の報告を除き、他は全てマイワシと同様に前夜半に産卵されるとしている。桑原，鈴木（1984）は若狭湾西部海域における4時間おき7回の連続採集によって、各ステージへの移行時刻やふ化時間について言及している。

以上は何れも単独の種についての報告であり、両種

を同時に比較した例はない。1991年3月にマイワシの産卵時刻を確認するために1時間おき46回のネット曳網を行ったところ、同一曳網でマイワシとカタクチイワシの卵と仔魚が同程度採集された。そこで、両種がごく近接して存在した場合の各々の産卵時刻と卵発生過程を比較検討した。なお、銭谷，木村（1997）によると、太平洋岸域におけるカタクチイワシの2～3月の産卵量は1990年以降急増しており、本調査が行われた薩南海域では1991年以降に増加したことが示されている。なお、本研究の一部は、松岡ら（1998）によって報告されている。

試料と方法

採集調査は西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」により、屋久島の北側の1定点（北緯30°40′，東経130°25′）（Fig. 47）において実施した。この定点の選択に当たっては、予め大まかなグリッド調査とライン上の定点調査を行い、マイワシ卵の存在を確認した上で決定した。卵・仔魚採集には濾水計を装着した改良型ノルパックネットを用い、1991年3月12日08時から14日05時まで、ワイヤー長150 mの鉛直曳網を1時間おきに連続46回行った。更に、海表面測温および水深300 mまでのCTD（Neil Brown MARK III B）観測を行った。採集標本は10%海水ホルマリンで固定後、マイワシおよびカタクチイワシの卵・仔魚を選別し、

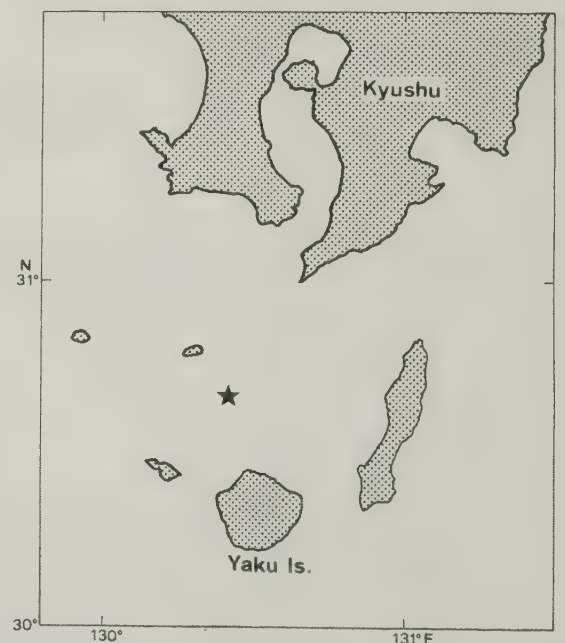


Fig. 47. Serial net sampling site of Japanese sardine and Japanese anchovy eggs, represented by an asterisk.

各々の発育段階別個体数を計数した。

マイワシ卵の発育段階は Nakai (1962a, b) に従い、通常の A, B, C 期の他に、放卵後、卵膜が扛挙（囲卵腔形成）するまでの期間を AA 期とした。その他、尾部が伸長し、頭部に達した後のものをふ化直前の Cc 期とした。カタクチイワシ卵については、放卵後、卵割が始まるまでを AA 期（北米産カタクチイワシの発育段階 I [Moser and Ahlstrom, 1985] に相当する）、胚膜が卵黄長径の1/2を占めるまでを A 期、胚体の尾芽の先端が卵黄から離れるまでを B 期、尾部が卵黄長径の1/2に達するまでを C 期、それ以降をふ化直前の Cc 期とした。仔魚については、特にふ化直後の仔魚の出現に注目して計数した。

結 果

海洋環境

Fig. 48 にネット採集期間中の海水温と塩分の時系列変化を示した。水深300 m 以浅の水温は11℃から20℃台であり、ネットの曳網水深である150m 以浅では16℃台以上であった。水深50 m 以浅では3月12日08時から22時までは主に18℃台であったが、それ以降は19℃台からごく表層では20℃台へと上昇した。150 m

以浅の塩分は34.65から34.7台であった。3月12日08時から23時までは水深100 m 以浅で34.7台の高塩分水が認められたが、それ以降塩分はやや低下した。また、12日23時以降には表層に34.65以下の低塩分水が認められた。

マイワシ

46回の曳網によりマイワシ卵757個（濾水量100m³ 当たり 0～231個）（Fig. 49）、同仔魚315個体（同 0～93個体）が採集された。Fig. 50 は各曳網におけるマイワシ卵の発育段階別割合の推移を示している。産卵後間もない AA 期の卵は3月12日20時、21時および23時に採集された。また、顕著な囲卵腔と胚盤を形成した A 期のごく初期の卵は12日19時および21時に認められた。一方、12日24時に得られた A 期卵は桑実期に達しているものが多かった。このことから、12日の産卵は主に20時前後に行われたものと考えられた。A 期から B 期への移行は13日10～11時前後に起こり、A 期の存在時間は12日20時過ぎから13日11時頃までの約15時間であった。B 期から C 期への移行は13日20～21時前後に起こり、B 期は約10時間であった。14日03時と04時にはマイワシ卵は採集されなかったが、14日05時から12日08時に繋がると考えると、C 期か

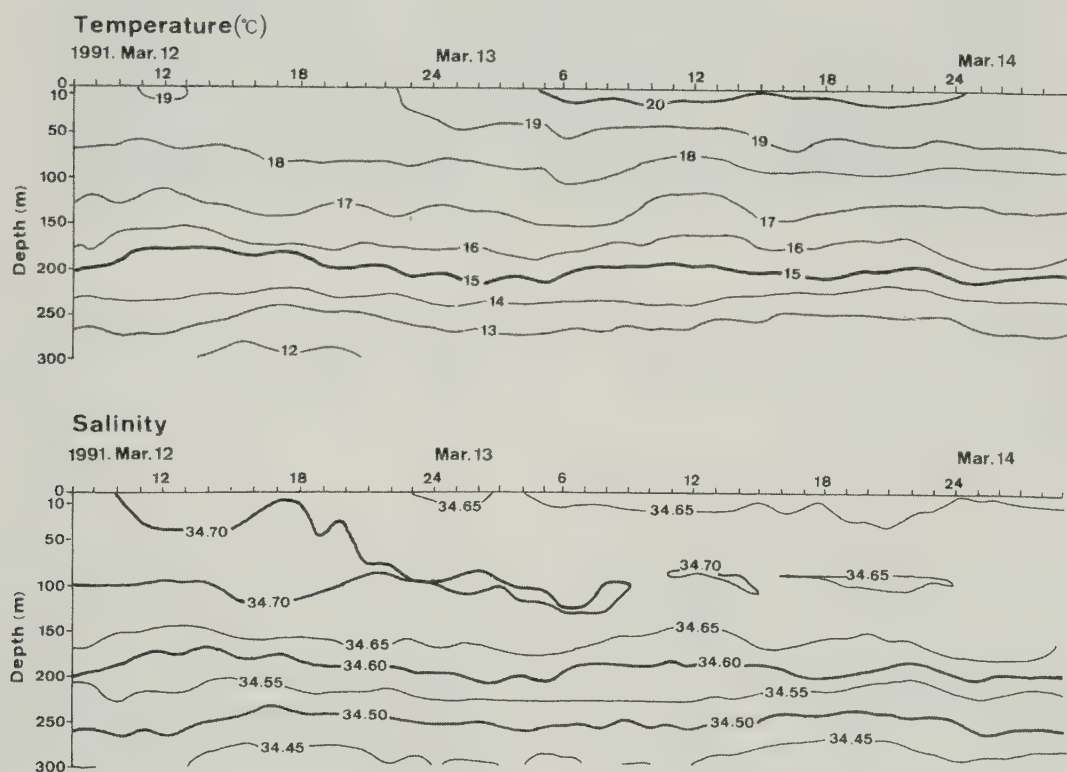


Fig. 48. Temperature (top) and salinity (bottom) from the surface to 300 m depth during the serial net samplings.

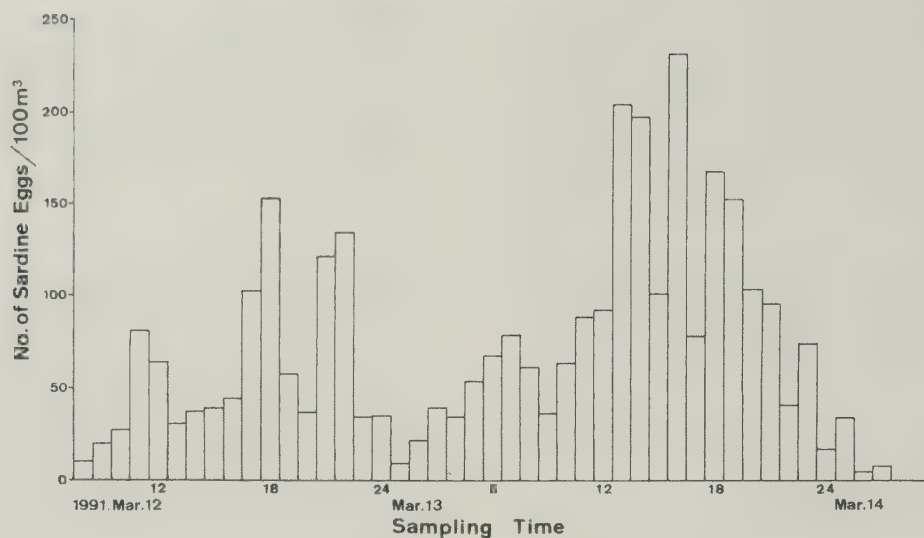


Fig. 49. Numbers of Japanese sardine eggs collected by the serial net samplings.

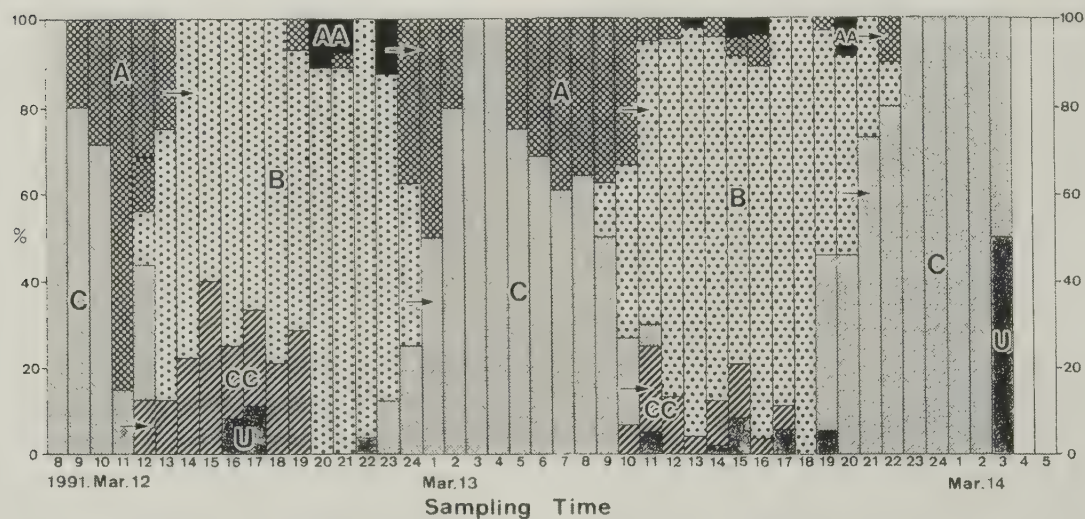


Fig. 50. Frequency (%) of respective stages of Japanese sardine eggs collected during each hourly net sample. AA (from fertilization to enlargement of egg capsule), A (to closing of blastopore), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attaching of caudal end o head region) and CC (to hatching) indicate the developmental stages, and U undefined eggs. Arrows show the transformation of egg stage.

らCc期への移行は12日12～13時前後に起こり、C期は約16時間であった。Cc期卵は12日12～19時に認められた。第2章第1節の実験では、Cc期卵をシャーレに入れ、10分毎にふ化個体数を調べたところ、ふ化は特にある時刻にピークを形成することなく約4時間の間にばらばらに起こった。そこで、ふ化仔魚の出現状態も考慮し、平均ふ化時間をCc期卵の出現時刻の中央付近と仮定すると、Cc期は約4時間となった。マイワシ卵は受精後（海中への放卵後）約30分で顕著

な囲卵腔と胚盤を形成し（第3章第4節）A期へ移行することから、受精からふ化までに要する時間は合計45.5時間となった。

3月13日13時、15時、16時にはAA期卵が、また、同14時、15時、16時にはA期のごく初期の卵が採集された。しかし、その後これらに続く卵割した卵は得られなかった。

3月13日20時にはAA期卵が、また、19時にはA期のごく初期の卵が採集された。22時に得られたA

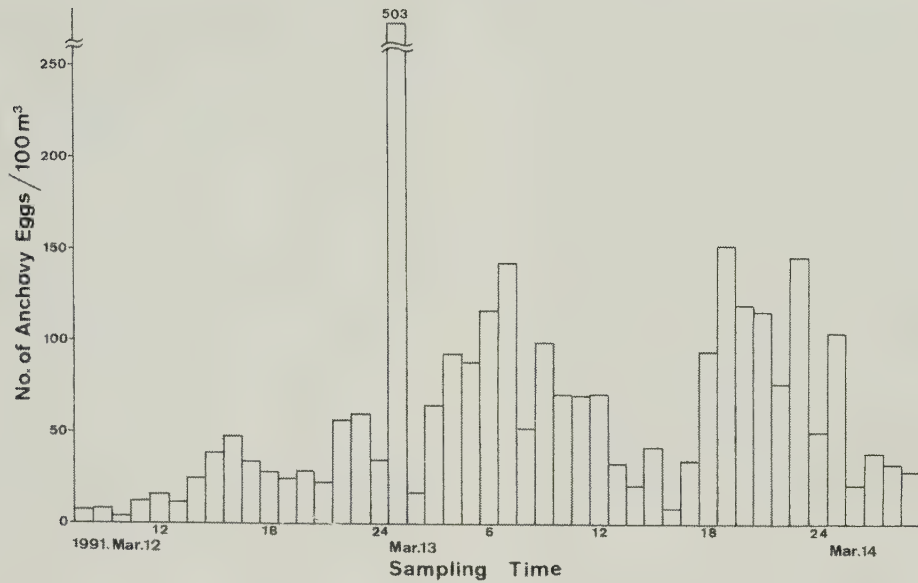


Fig. 51. Numbers of Japanese anchovy eggs collected by the serial net samplings.

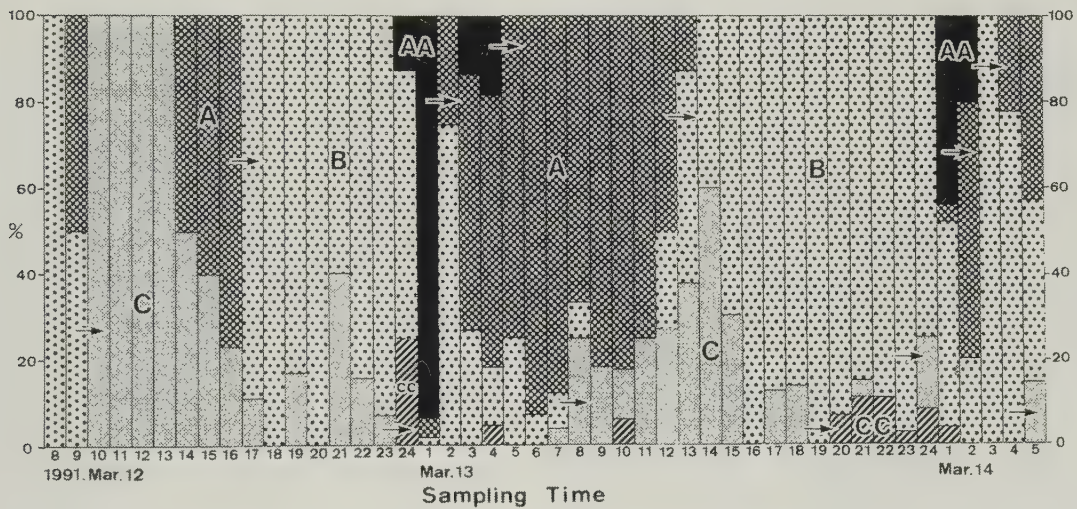


Fig. 52. Frequency (%) of respective stages of Japanese anchovy eggs collected during each hourly net sample. AA (from fertilization to cleavage), A (to attainment of blastoderm to 1/2 of yolk length), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attainment of caudal length to 1/2 of yolk length) and CC (to hatching) indicate the developmental stages. Arrows show the transformation of egg stage.

期卵は明らかに卵割初期の卵であった。このことから、13日の産卵は主に19～20時前後に行われたものと考えられた。13日の夜半から14日の早朝にかけて採集卵が少なかったが、前記と同様に14日03時から12日08時に繋がる考えると、AA期の存在時間は0.5時間、A期は17時間、B期は11時間、C期は10時間、Cc期は4時間となり、受精からふ化までに要する時間は合計42.5時間となった。

カタクチイワシ

カタクチイワシ卵は計694個（濾水量100m³当たり4～503個）(Fig. 51), 同仔魚317個体（同0～116個体）が採集された。Fig. 52は各曳網におけるカタクチイワシ卵の発育段階別割合の推移を示している。卵割前のAA期卵は3月12日24時、13日01時、03時、04時に採集されたが、このうち13日01時が最も多く、12日24時から13日01時の間に主に産卵が行われたと考えら

れた。AA 期の存在時間を北米産カタクチイワシと同様と考えると、約1.5時間となる (Lo, 1985)。Fig. 52 からマイワシと同様に14日05時から12日08時に繋がると考えると、A 期の存在時間は13日02時から13時頃までの約11時間、B 期は21時間、C 期は14時間、Cc 期は2.5時間となり、受精からふ化までに要する時間は合計50時間となった。3月14日01時と02時にも AA 期卵が採集されたが、このうち01時の方が多く、13日24時から14日01時の間に主に産卵が行われたと考えられた。前記と同様に14日05時から12日08時につながるとすると、AA 期の存在時間は1.5時間、A 期は15時間、B 期は15時間、C 期は12時間、Cc 期は3時間となり、受精からふ化までに要する時間は合計46.5時間となった。

考 察

今回の調査は定点を固定して行った。その理由として、当初、漂流板等を海中に投入して同一水塊を追跡する方法も考慮されたが、3月はまだ季節風が強く、ごく表層の流れの影響を受けやすいため、必ずしも同一水塊を追跡することができない可能性があったためである。本調査海域は黒潮の流れを無視できず、特に調査後半には黒潮がかなり調査定点に接近してきた。各調査時刻における採集卵数に大きな変動が見られたのは、1つには黒潮や沿岸流によって流されてきた卵を採集した結果によるのかもしれない。

マイワシの産卵と海洋環境について、黒田 (1991b) は太平洋岸域のマイワシの産卵水温は11~21℃の範囲にあり、主産卵水温は15~19℃とみなすことができると報告している。今回の採集期間中、水深300 m 以浅の水温はこのマイワシ産卵水温の範囲内にあった。また、3月12日の夜半以降の表層を除いて、水深約200 m 以浅の大部分は15~19℃の主産卵水温範囲内であった。カタクチイワシの産卵水温は15℃以上であると報告されている (鶴田, 1992)。従って、本種はこの採集期間中15℃以上の水深約200 m 以浅に生息し、産卵したものと思われる。太平洋岸全域におけるマイワシの産卵塩分は34.1~34.9の範囲にあり、34.7と34.8台で産卵強度が高いという (黒田, 1991b)。今回の水深300 m 以浅の塩分は34.4~34.7台、水深約150 m 以浅では34.65~34.7であり、産卵強度の高い塩分に近かった。カタクチイワシの産卵塩素量は主として18.4~19.3% (塩分33.2~34.9) と報告されており (中井ら, 1955)、今回の塩分はこの範囲の上限に近かった。

マイワシの産卵時刻について、伊東ら (1954) は能登海域における AA 期卵の採集時刻から、主として

20~22時に産卵が行われるとした。中井ら (1955) は発育初期卵の出現状態から、22~24時に最も盛んに産卵されるとした。また、松浦 (1992) は薩南海域において成熟卵を持つ個体の出現状態から産卵時刻を20~23時と推定し、白石 (1992) は卵成熟誘起ステロイドホルモン量が20~23時の間に高い値を示すと述べている。土佐湾において吸水卵を有する雌や放卵後の雌を観察した森本 (1993) は、産卵時刻開始は21時頃であると報告している。今回の薩南海域における連続ネット採集の結果では、3月12日は20時前後、同13日には19~20時前後に主に産卵が行われたと考えられた。これらの時間帯はこれまでの報告の中で最も早い時間帯に属している。また、Fig. 50から、各発育段階の卵の採集時刻が日によって若干ずれていることは、産卵時刻が日によってやや異なる可能性を示しているのかもしれない。

3月13日13時、15時、16時にはマイワシの AA 期卵が、また同14時、15時、16時には A 期のごく初期の卵が僅かに採集された。このことから、ごく一部には昼間でも産卵が行われている可能性が想定された。伊東ら (1954) も僅かながら AA 期卵を昼間に採集している。しかし、これらの卵に引き続く卵割した卵が全く採集されなかったこと、および、マイワシの未受精卵は受精卵と同様に広い囲卵腔と胚盤を形成することから (第3章第4節)、これらの卵は正常な産卵行動によって生み出されたものではない未受精卵 (例えば雌の腹からこぼれ出す等) の可能性がある。

天然海域におけるカタクチイワシの産卵時刻について、中井ら (1955) は発育初期卵の出現状態から逆算して20~23時頃に産卵が行われると推定した。山田 (1958) は大村湾において23~04時の後夜半に産卵が行われるとしたが、畔田 (1981) は同湾において前夜半の22時前後に集中的に産卵されると報告している。以上の天然海域における産卵時刻の中で山田 (1958) のみが後夜半であるとし、同じ海域を調査した畔田 (1981) とは全く異なる結果を示している。この違いの原因は前者が表層曳網によって卵を採集したためではないかと考えられる。カタクチイワシの産卵水深は20 m (中田, 今井, 1981)、または50 m (桑原, 鈴木, 1984) と報告されており、表層まで浮上するのに時間がかかるため表層曳網では産卵後間もない卵は採集されなかったものと思われる。

飼育下におけるカタクチイワシの産卵時刻は22~24時という報告例がある (高尾ら, 1983)。また、Kawaguchi *et al.* (1990) は人工照明下で飼育を行い、消灯後1~1.5時間で産卵が始まり、3.5~4時間続くと報告している。鶴田 (1992) によれば本種は日没後

2～3時間後に産卵を始め、ほぼ2時間の間に産卵を終了するという。今回の結果では3月12日および13日とも24～01時の間に主に産卵が行われた。このことはこれまでの報告よりかなり遅い時間帯に産卵されたことを示している。

以上のように、今回の採集結果ではマイワシは前夜半の早い時間帯に産卵し、カタクチイワシは真夜中から後夜半の早期に産卵し、両種の産卵時刻は全く重複しなかった。この原因については明らかではないが、両種がごく近接して存在する場合には産卵時間帯を分けている可能性が示唆される。

Table 5 は46回のCTD観測によって計測された水深10 m ごとの平均水温と、その水温条件下におけるマイワシおよびカタクチイワシ卵のふ化時間を示している。マイワシ卵のふ化時間と水温の関係は渡部(1983)の式に、また、カタクチイワシ卵については畔田(1981)の式に従った。この表から、マイワシおよびカタクチイワシの卵期における主分布水深を推定してみる。なお、海産魚類の分離浮性卵では、卵の発生段階によって分布水深を変えることが知られているが(西村, 1960; 渡部, 1970; 小西, 1980; 中田, 今井, 1981; 桑原, 鈴木, 1984)、ここでは平均的な分布水深または卵期の大部分を過ぎた水深を想定する。前記のように、今回の連続採集によって推定されたマイワシ卵のふ化に要する時間は42.5時間と45.5時間となった。これをTable 5に当てはめると、42.5時間のふ化時間は平均水温19.5～19.7℃の場合に相当し、その水温に対応する水深は0～10 m となる。また、45.5時間のふ化時間は約19.0℃に相当し、その水温に対応する水深は約30 m となる。一方、カタクチイワシ卵がふ化に要する時間はマイワシ卵よりやや長く、46.5

時間と50時間と推定された。マイワシ卵と同様にこれをTable 5 に当てはめると、46.5時間のふ化時間は水温約18.6℃の場合に相当し、その水温に対応する水深は約60 m となる。また、50時間のふ化時間は約17.9℃に相当し、その水温に対応する水深は約90 m となる。以上のことから、マイワシ卵の主分布域は0～30 m の比較的浅い層に、また、カタクチイワシ卵の主分布域は60～90 m の深い層にあったのではないかと推定される(この点に関しては、第3章第3節で多層同時水平曳網の連続採集によって全く逆の結果が得られた)。小西(1980)によれば、マイワシ卵は表層に極めて多く分布するという。このような分布域の差を引き起こす要因としては、卵の比重や浮上速度の違い、あるいは、産卵水深の違いなどが考えられる。もし後者が関係しているとすれば、マイワシとカタクチイワシがごく近接して存在している場合には、産卵時刻だけでなく産卵水深も異にする可能性が示唆される。これによって、同種の卵ができるだけ纏まって分布するような機構があるのかもしれない。

第3節 産卵水深—カタクチイワシとの関連

マイワシの産卵水深に関しては西村(1960)と伊東(1961)の報告がある。前者は本種の産卵水深は20～23 m と推定したが、これはあくまで卵の浮上速度からの推定にすぎない。後者は、「放出直後あるいは発生初期の卵の採集結果からみて、放卵水深は表面から70 m もの範囲に及び、その最多層は放卵時刻・時期更に魚群の大きさ等によって異なり変異に富むが、一般的にいて表層から中層(30～50 m)にある」と推定している。

カタクチイワシの産卵水深に関する報告も少なく、中田, 今井(1981)は水深20 m 付近と推定しており、桑原, 鈴木(1984)は50 m 前後と推定している。また、Iseki and Kiyomoto(1997)は産卵後間もないカタクチイワシ卵は表層に最も多いと報告している。

以上の研究はマイワシとカタクチイワシの種別の結果であって、両種が同じ海域で産卵している場合を比較した例はこれまでない。第3章第2節では薩南海域において1時間おき46回のプランクトンネットの連続鉛直曳網を行った結果、マイワシとカタクチイワシの産卵時刻にずれがあることを報告した。従って、産卵水深についても両種が同じ海域で産卵を行っている場合の実態を明らかにする必要がある。

マイワシの産卵時刻については多くの知見がある(例えば、伊東ら, 1954; 松浦, 1992; 森本, 1993; 第3章第2節)。しかし、産卵水深や垂直分布に関しては知見が少ないため、更に研究する必要がある。ま

Table 5. Estimated duration (hours) of the egg stage of Japanese sardine and Japanese anchovy at the average temperature at each depth

Depth(m)	Average Temperature ℃	Egg stage duration of sardine *	Egg stage duration of anchovy **
0	19.7	41.9	41.2
10	19.5	43.3	42.2
20	19.2	44.7	43.3
30	19.0	45.7	44.1
40	18.9	46.5	44.7
50	18.8	47.2	45.3
60	18.6	48.4	46.2
70	18.4	49.8	47.4
80	18.1	51.7	48.9
90	17.9	53.3	50.1
100	17.6	55.0	51.4

* Adapted from Watanabe (1983).
** Adapted from Azeta (1981).

た、第3章第4節の調査では、薩南海域において未受精のまま崩壊したのではないと思われるマイワシ卵を多数見出した。この卵の出現水深等の知見も得るために、産卵時刻を中心にしてプランクトンネットの連続鉛直曳網および多層同時水平曳網を行った結果を報告する。なお、本研究の一部は、松岡ら（2002）によって報告されている。

試料と方法

調査は西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」によって、1992年2月21日から薩南海域の広い範囲にわたって行われた。まず、大まかなグリッド調査を2回と、黒潮を横断する精密調査を1回行った。その結果、数年前まで屋久島・種子島南方まで広い海域にわたっていたマイワシ産卵場はほぼ消滅しており、卵の分布は薩摩・大隅半島の沿岸よりに限られていた。そこで、比較的多く卵が採集された星印の定点（北緯35°55′、東経130°29′）において連続採集調査を行った（Fig. 53）。

鉛直曳網に用いたネットは口径45 cm、目合0.335 mmの改良型ノルパックネットで、多層同時水平曳網

に用いたのは口径60 cm、開口比3.77、目合0.335 mmのネットである。まず、改良型ノルパックネットの鉛直曳網（ワイヤー長150 m）を行い、その後5層の同時水平曳網を行った。口径60 cm ネットは各曳網水深が、ほぼ水面下、20 m、40 m、60 m、80 m になるように曳網ワイヤーに取り付けた。調査船が停止した状態で、ネットを沈下させた後、2ノット前後で15分間曳網した。ネット閉鎖装置として General Oceanics 社の Double Trip Mechanism を用いた。ワイヤーの最深部末端にはネットゾンデを取り付け、曳網中にその水深がほぼ水平になるように船の速力を微調整した。なお、魚探記録紙上のネットゾンデの軌跡から、ワイヤーが直線であると仮定して各ネットの平均的な曳網水深を算出した。ネットを沈下後、所定水深に達するまでに、より深い層の卵等が多少混入している可能性がある。曳網は3月1日18時から3月2日06時まで2時間ごとに7回、12時に1回、更に18時から3月3日06時まで2時間ごとに7回の計15回行った。この他に、曳網前にCTDによる1 m ごと水温・塩分観測を行った。ネット採集物は直ちに10 % 海水ホルマリンで固定して持ち帰り、マイワシとカタクチイワシの卵を選別し、発育段階別に計数した。

マイワシ卵の発育段階は基本的に Nakai (1962a, b) に従った。ただし、尾部先端が頭部に達してから以降の卵はふ化直前の Cc ステージとした。カタクチイワシ卵の発育段階は概ね桑原、鈴木 (1984) に従ったが、卵割前の卵を AA ステージとし、尾部が卵長径の1/2以上のものを Cc ステージとした。

結 果

海洋環境

Fig. 54は連続採集を行った期間における水温（上）と塩分（下）のCTD観測結果を示している。鉛直曳網が行われた水深150 m は14℃台であり、表層は17℃台であった。水平曳網が行われた80 m 以浅はほぼ16℃台から17℃台の範囲にあり、水温躍層より浅い水域であった。塩分は調査の前半には34.7台の水層が多かったが、後半には殆どの曳網水層が34.6台となった。

マイワシ

鉛直曳網の結果では、3月1日の夜は相対的に産卵直後の AA 卵があまり採集されなかった。しかし、2日の22時には AA 卵とともに未受精卵が崩壊したと思われる卵（第3章第4節、Fig. 64）が多く採集された。この卵は3日00時にも採集されたが、その後はみられなかった（Fig. 55）。

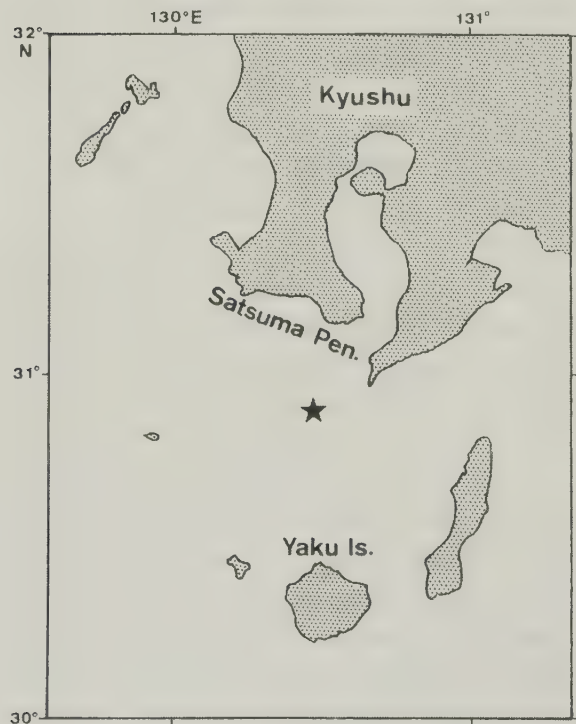


Fig. 53. Map showing sampling station. An asterisk indicates the station where the net samplings were conducted.

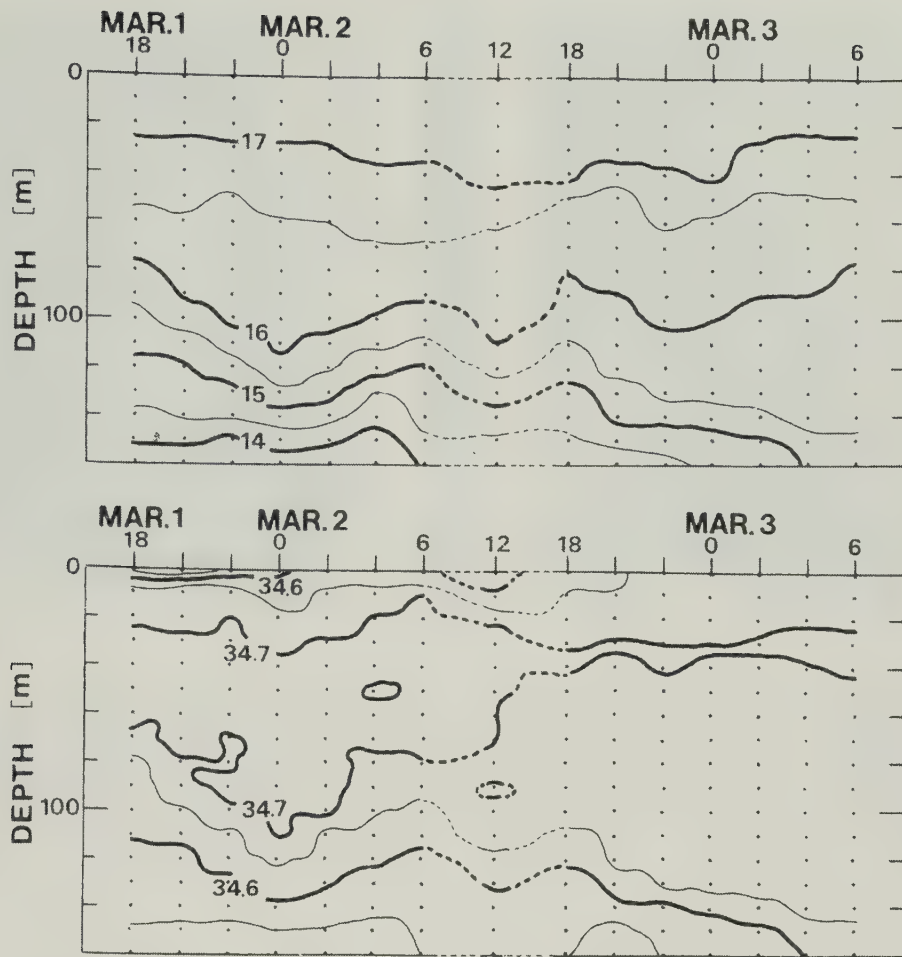


Fig. 54. Vertical distribution of water temperature ($^{\circ}\text{C}$) (top) and salinity (bottom) during the net samplings.

水平曳網の結果では、AA 卵は 3 月 1 日 22 時の水深 40 m 付近、2 日 20 時の 40 m 付近、2 日 22 時の 40 m 付近および 3 日 00 時の 60 m 付近で最も多く採集された。従って、この時の産卵水深は 40~60 m、特に 40 m 付近であったと思われる。この他に、殆どの曳網で僅かの AA 卵が採集された (Fig. 56)。

未受精卵が崩壊したと思われる卵は、3 月 1 日 22 時~2 日 02 時までの 3 曳網と、2 日 20 時~3 日 00 時までの 3 曳網だけで採集された。最も多かったのは 2 日 00 時の水深 80 m 付近で、次は 2 日 22 時の 40 m 付近であった (Fig. 57)。

Fig. 58 は A 卵の垂直分布を示している。A 卵は表層から水深 80 m 付近まで幅広く分布していたが、特に 3 月 2 日は 04 時から 06 時に、水深 20~60 m 付近に多かった。3 日は 02 時から 06 時に表層から 20 m 付近に多く分布していた。

カタクチイワシ

鉛直曳網の結果では、3 月 1 日から 2 日にかけての夜には AA 卵はあまり採集されず、2 日の 02 時に少しみられたのみであった。その後のステージである A 卵も僅かしか採集されなかった。しかし、2 日から 3 日の夜には調査地点付近で多くの産卵があった。AA 卵は 2 日 22 時から 3 日 04 時まで採集され、それに続く A 卵も多くみられた (Fig. 59)。

水平曳網の結果では、AA 卵は 3 月 1 日 22 時に水深 40 m と 60 m でやや多くみられた。2 日は 22 時に 40 m で比較的多く、2 日 00 時には表層から 40 m 付近に非常に多く、02 時は 20 m 付近にやや多く分布していた (Fig. 60)。Fig. 60 からカタクチイワシの産卵中心は 0~20 m 付近と思われた。また、カタクチイワシにおいてはマイワシにみられたような未受精卵が崩壊したと思われるような卵は殆ど採集されなかった。

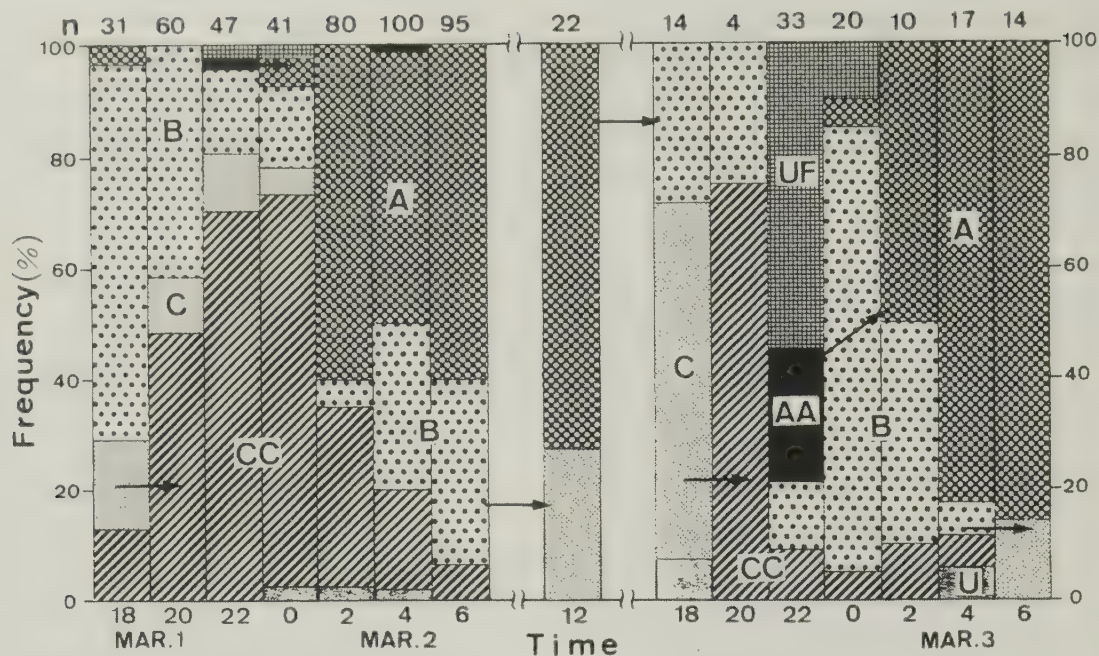


Fig. 55. Frequency (%) of respective stages of Japanese sardine eggs sampled by intermittent vertical tows. AA (from fertilization to beginning of enlargement of perivitelline space), A (to closing of blastopore), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attaching of caudal end to head region) and CC (to hatching) indicate the developmental stages. UF indicates the unfertilized and disintegrating eggs and U shows undefined ones. Arrows show the transformation of egg stage. The number above bar shows egg number collected per haul.

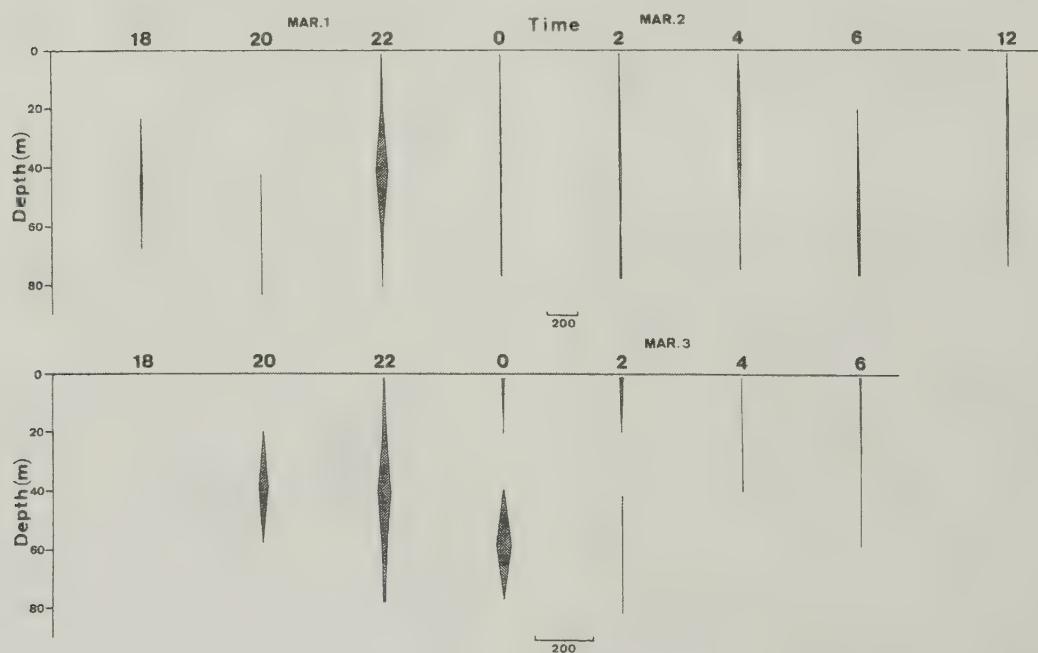


Fig. 56. Vertical distribution of AA stage eggs of Japanese sardine sampled by horizontal tows every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m^3 filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

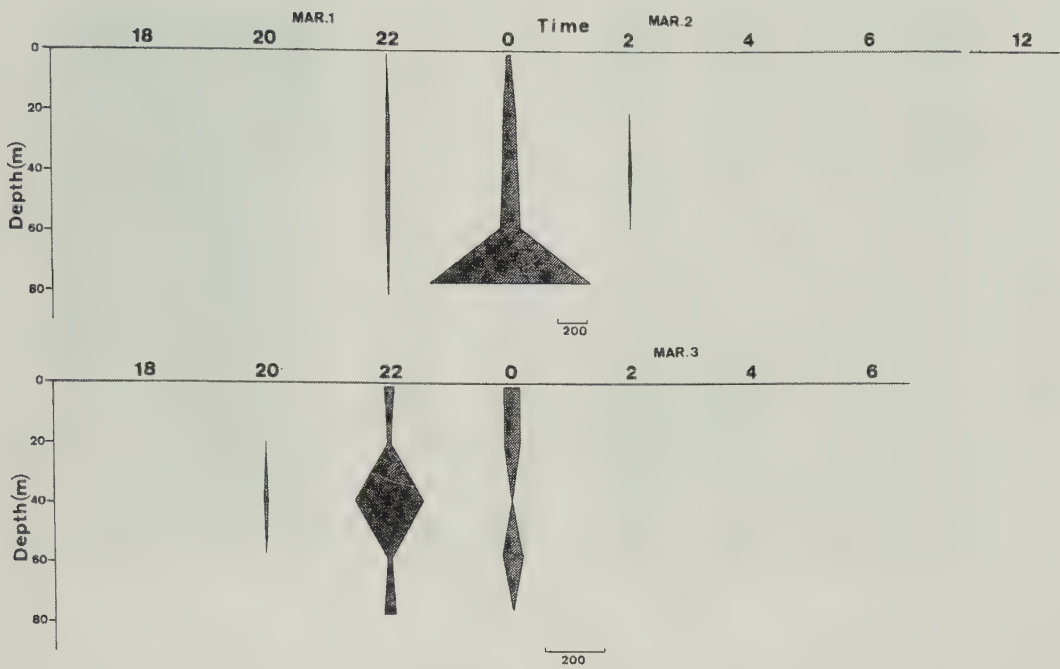


Fig. 57. Vertical distribution of the unfertilized and disintegrating eggs of Japanese sardine sampled by horizontal tows every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m³ filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

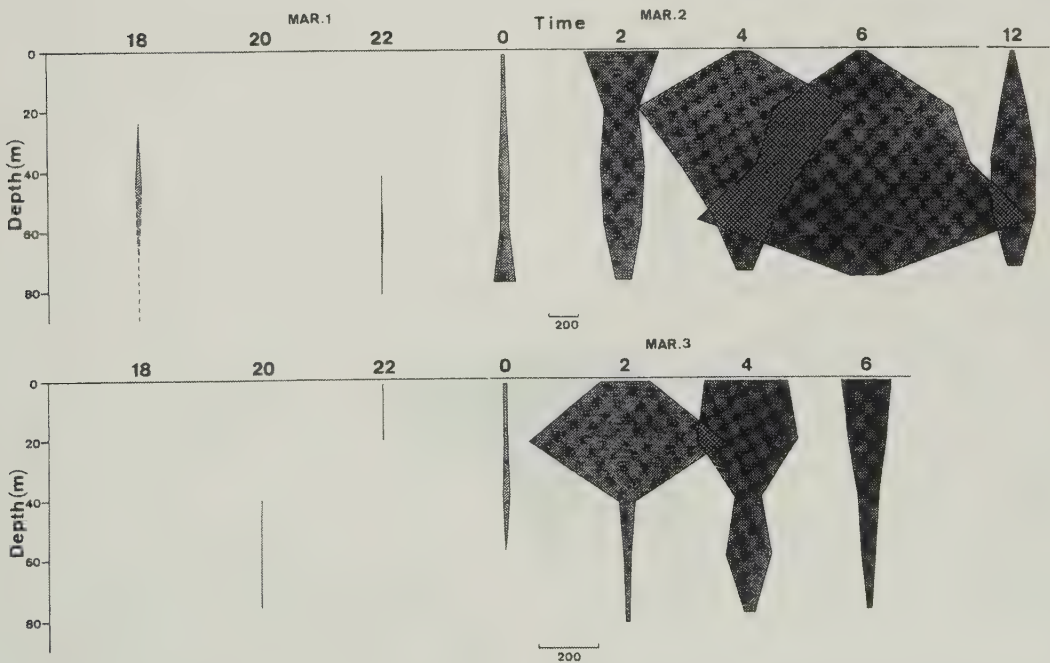


Fig. 58. Vertical distribution of A stage eggs of Japanese sardine sampled by horizontal tows every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m³ filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

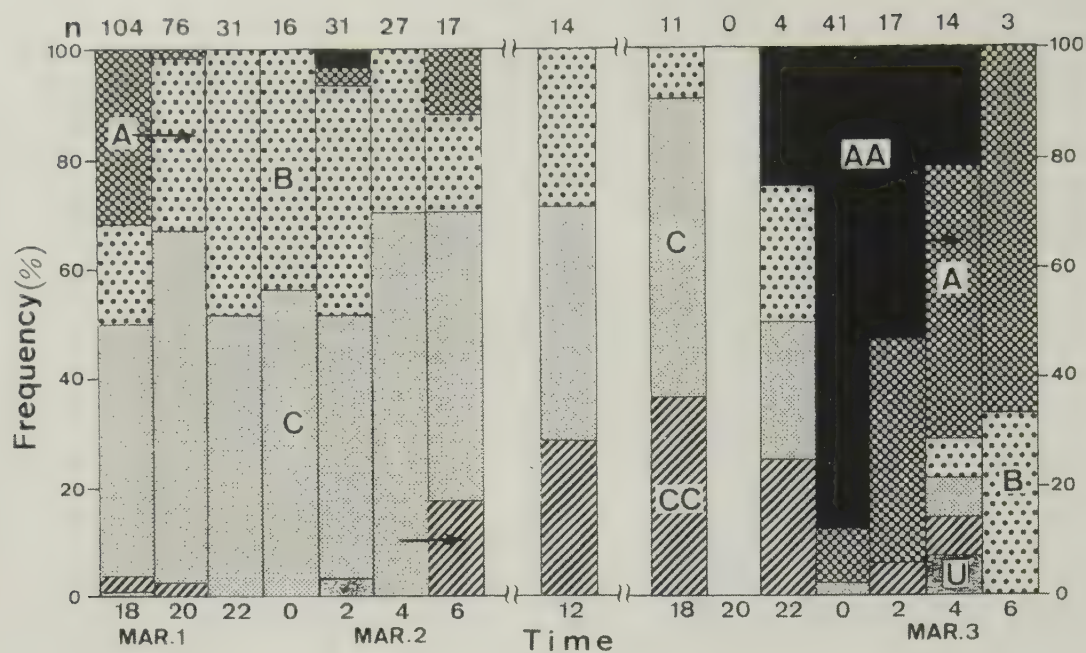


Fig. 59. Frequency (%) of respective stages of Japanese anchovy eggs sampled by intermittent vertical tows. AA (from fertilization to cleavage), A (to attainment of blastoderm to 1/2 of yolk length), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attainment of caudal length to 1/2 of yolk length) and Cc (to hatching) indicate the developmental stages. U indicates undefined ones. Arrows show the transformation of egg stage. The number above each bar shows egg number collected per haul.

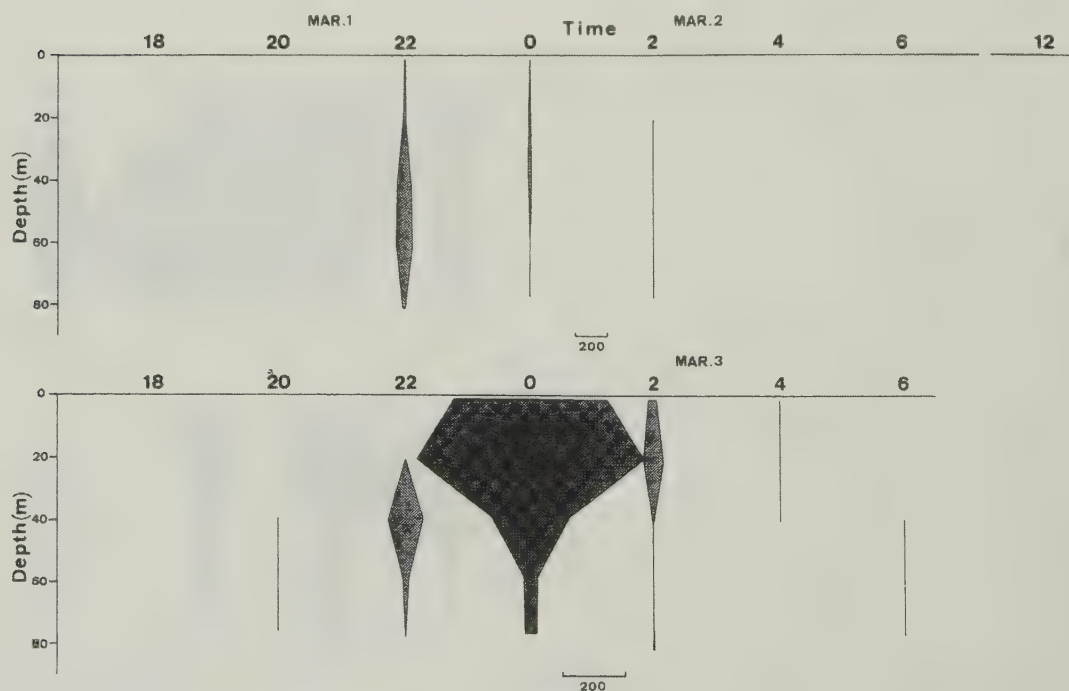


Fig. 60. Vertical distribution of AA stage eggs of Japanese anchovy by horizontal tows sampled every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m³ filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

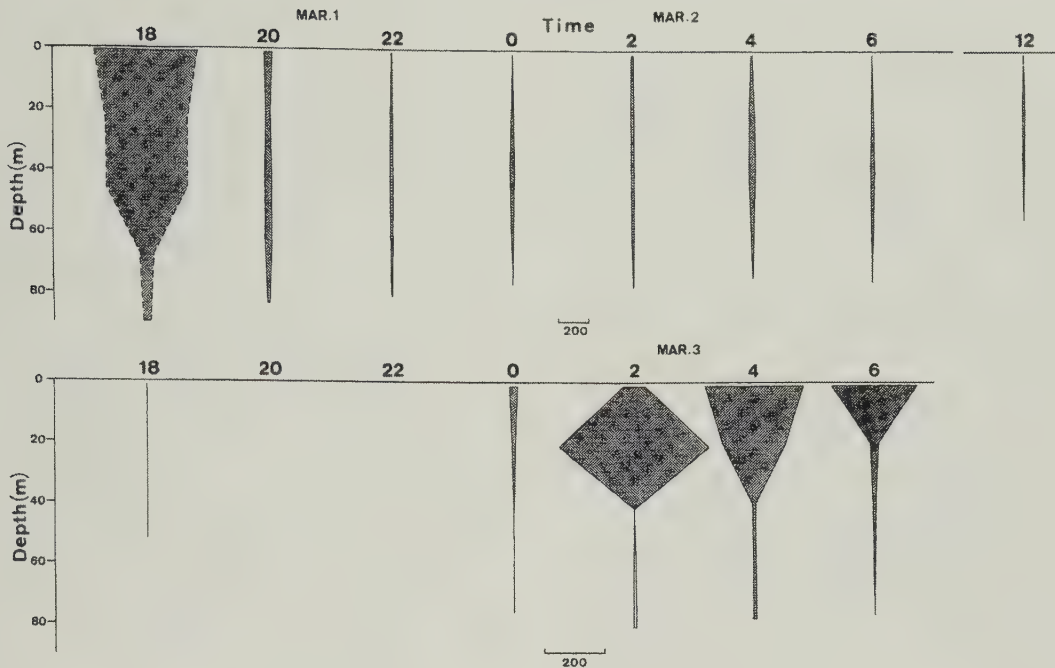


Fig. 61. Vertical distribution of A stage eggs of Japanese anchovy by horizontal tows sampled every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Dotted lines at 18:00, March 1, speculated values because of revolution miss of flow meters. Egg numbers were calculated per 100 m^3 filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

Fig. 61 は A 卵の垂直分布を示している。3 月 2 日には 18 時に発育の進んだ A 卵が採集されたが、その後は非常に少なかった。3 日には 00 時に表層で少しみられた後、02 時には 20 m 付近で多く採集された。その後 04 時には表層から 20 m で多く、06 時には表層のみで多く採集された。

考 察

マイワシの AA 卵とは、海中に放出されてから囲卵腔が形成されるまでの僅か数十分（第 3 章第 4 節）の間の卵であるため、纏まって採集されることは極めて少ない。Nakai (1962a) は囲卵腔のない未受精卵と考えた卵を 395,910 粒の採集卵中に 7 粒のみ見出している。今回の調査において、このような AA 卵が水深 40 m と 60 m で比較的多く採集されたことから、その付近の水深帯が産卵水深であると判断される。1993 年 3 月 13 日と 14 日に天草西沖で刺網採集を行ったところ、この水深付近で産卵直後や産卵直前の親魚が多く採集された（第 3 章第 1 節）。その調査では、産卵時刻（伊東ら, 1954；松浦, 1992；森本, 1993；第 3 章第 2 節）と考えられる 20～20 時 30 分まで 1 反の刺網（目合 48 mm, 全長 50 m, 網幅 10 m）を水深 35～40 m に

沈下させた。網幅が 10 m であるから刺網の網地は 35～50 m の範囲にあったことになる。その結果 13 日には 143 個体、14 日には 250 個体の親魚が採集された。13 日に採集された雌個体のうち、24.4% が卵巣中に産卵直前の抱水卵や産卵直後の排卵後濾胞を持っていた。14 日についても 16.7% の個体がこれらの卵や排卵後濾胞を持っていた。すなわち、35～50 m の水深は産卵水深に合致していたものと考えられる。

前述のように、マイワシの産卵水深について西村 (1960) は 20～23 m, 伊東 (1961) は最多層は表層から中層 (30～50 m) にあると推定した。今回の結果によってマイワシの産卵水深が中層 (40～60 m) にあることが明らかとなった。また、青木, 村山 (1991) は 1990 年 3 月の薩南海域におけるマイワシの魚探記録像は 10～30 m 層を中心に現れ、昼夜による明瞭な分布層の変化は認められなかったと報告している。今回のネット曳網中の魚探記録像では、魚影は表層から 50～60 m 付近までみられた。従って、深い層に分布する魚群がマイワシの産卵群である可能性が高いと思われる。

AA 卵は、3 月 1 日 22 時、2 日 20 時、22 時、3 日 00 時の他にもごく僅かながら殆どの時間帯で採集された (Fig. 56)。マイワシの産卵は極めて短時間に纏まって

行われるといわれている（森本，1993）。従って、これらの卵は実際の産卵時間帯（20～22時頃）に産卵されたものではなく、それらに続く発育段階の卵も採集されなかったことから、正常に産卵された受精卵ではないものと思われる（AA 卵のうち36.7%が20～22時以外で採集された）。前述のように、あるいは雌の体内に産卵されずに残留していた卵が時として零れ出すといったことがあるのかもしれない（第3章第2節）。

マイワシの未受精卵が崩壊したと思われる卵は3月2日00時の水深80 m 付近で極めて多く採集された。1日22時に水深40 m 付近を中心に産卵が行われていることから、産卵後速やかに沈下したのではないかと考えられる。Iseki and Kiyomoto (1997) はカタクチイワシの死卵が底層に極めて多いと報告している。第3章第4節ではマイワシの人工受精を行い、未受精崩壊卵が容器の底に沈下することを観察している。2日22時には40 m 付近でこのような卵がかなり多く採集された。AA 卵もこの時刻にこの層で比較的多く採集されていることから、ちょうど産卵直後の様子を捉えたものと思われる。このような発育能力のない崩壊卵が多量に採集されたことはこの観察例以外には報告されていない。また、薩南海域以外（九州西海域、日本海西部海域）ではこのような卵は観察されていない（松岡，未発表）。黒田（1991b）によると、マイワシ資源の高水準は1980年と1981年の卓越年級群によって維持されていたという。マイワシの寿命について、Tokai Reg. Fish. Res. Lab. (1960) によると、鱗による年令査定では、高齢魚としては8歳のものが僅かにみられるという。萱野ら（1998）は、キジハタの高齢魚の卵は若齢魚のものに比べて小さく、ふ化仔魚の奇形率も高かったと報告している。一般に高齢魚の卵質は良くないものと考えられるが、上記の未受精崩壊卵と思われるものはかなり高齢な魚によってもたらされたものではないかと推定される。マイワシが減少した後の産卵調査の結果、卵自体が少なくなると共に、このような未受精崩壊卵と思われる卵もみられなくなった（松岡，未発表）。

A 卵は3月2日の早朝には水深20～60 m に多く、3日早朝には表層から20 m 付近で多く採集された。A 卵だけでなく B 卵，C 卵についても同様の傾向があった。小西（1980）は潮岬から薩南海域を調査した結果、マイワシ卵は表層に極めて多く分布し、50 m 以深では少ないと報告している。今回の結果では A 卵が水深60 m 付近で大量に採集され、小西（1980）の結果とはやや異なっている。また、3月2日早朝と3日早朝の A 卵の分布水深はかなり違いがある。このような卵の分布水深の相違は調査日における海洋環

境によるものと思われる。田中（1993）はマイワシの発生初期と中期卵の比重は海水より小さく、浮上速度は1～2 mm/sec と報告している。すなわち、海洋環境が安定した状態では卵は表層に浮上するが、不安定な場合には60 m 以深にも分布するものと考えられる。

カタクチイワシの AA 卵は表層から水深80 m までみられたが、最も多く採集されたのは表層と20 m であった。従って、この調査時の本種の産卵中心は0～20 m と考えられる。前述のように、カタクチイワシの産卵水深について中田，今井（1981）は水深20 m 付近，桑原，鈴木（1984）は50 m 前後と報告している。今回の結果はこれらの報告より更に浅い層で産卵が行われたことを示している。本調査においては、マイワシの産卵水深は40～60 m であり、カタクチイワシよりかなり深い層で産卵が行われていた。第3章第2節の観察では、マイワシとカタクチイワシがごく近接して存在する場合には産卵時刻が異なっていた。本調査の鉛直曳網の結果でも、マイワシ AA 卵は22時に、カタクチイワシ AA 卵は22～04時に採集されており、産卵時刻にずれが認められた。本節の多層同時水平曳網の結果から両種は産卵水深も異にしている例が示された。産卵時刻と産卵水深を異にすることによって、同種の卵が纏まって分布し、後の群れの形成に役立つのではないかと考えられる。本観察例は2晩の産卵調査結果によるものであり、例数が少ないために確定的な結論に至っていない。今後更に知見の充実が望まれる。

第4節 薩南海域における未受精卵の出現

マイワシの人工受精（第2章第1節）の際に、いくつかの卵は囲卵腔や胚盤を形成するが、その後発生が止まってしまうものがみられた。ある種の真骨魚類、例えばサケ科やコイ科などの卵は真水に触れることで簡単に付活されるために、上記のマイワシ卵が実際に受精したかどうかは疑わしかった。これと関連して、Nakai (1962a) は単純に卵径と囲卵腔の広さに基づいて受精卵と未受精卵を識別した。この基準によってネット採集した卵を検討した結果、自然産卵においては殆ど100%の卵が受精可能であると示唆した。このようにマイワシの未受精卵の形態については更に正確な情報が要求されている。この知見は産卵調査によって総受精卵数を概算するために利用することが可能である。

本節は未受精卵と受精卵の形態学的変化を時系列的に明らかにしたものである。この結果に基づいて、薩南海域の自然産卵における未受精卵の存在の可能性について論議した。なお、本研究の一部は、Matsuoka

and Konishi (1996) によって報告されている。

試料と方法

親魚は第3章第1節に記した方法で採集し、人工受精実験に供された。

4個体の吸水卵を持つ雌と4個体の成熟した雄を用い、5回の実験を行った。それぞれの実験において約1,000個の搾出卵を用い、2つのグループに分けた。1つのグループは直接海水に入れ（非媒精群）、他のグループは乾導法により媒精させた（媒精群）。卵は直径15 cmのシャーレまたは1ℓビーカーに入れ、17.2～17.8℃で培養した。いくつかの卵を定期的に採取し、実体顕微鏡で観察し、写真撮影を行った後、10%海水ホルマリンで固定した。産卵調査の後、これらの固定卵を実験室で再度観察した。

結 果

雌親魚から搾出された直後の卵はほぼ球形で海水表面に浮遊していた。明瞭な囲卵腔は認められなかった（Fig. 62A）。いくらかの卵は若干歪み、球形ではなかった。搾出後20分以内にこれらの異常卵は容器の底に沈み、内部構造は顕著に崩壊した（Fig. 62B）。搾出後15分で非媒精群と媒精群の正常な形をした卵は狭いが明瞭な囲卵腔を形成し始めた（Fig. 62C）。搾出後約30分で囲卵腔は外側に広がり、非媒精群（Fig. 62D）および媒精群とも動物極に胚盤が形成された。

Fig. 62Eは搾出後1.15時間の充分に発達した囲卵腔と明瞭な胚盤を持った非媒精群の卵を示している。また、これらより狭い囲卵腔と不明瞭な胚盤を持った卵も認められた。

搾出後1.5時間以降における非媒精群の卵の胚盤は奇妙な凹凸状態となり、不規則に分裂した細胞または泡状態のものを含んでいるように観察された（Fig. 62F）。この凹凸状態はホルマリン固定するとかかなり失われた（Fig. 62G）。更に観察すると、非媒精群の凹凸した胚盤と卵黄はしばらくして崩壊し、卵は搾出後12時間以内に容器の底に沈んだ。胚盤と卵黄は卵の中ではばらばらになり、卵は白濁した状態となった（Fig. 62H）。

受精卵は第2章第1節で示したように正常に卵割し、胚体形成を経て（Fig. 62I, J）ふ化した。Fig. 62Kは媒精しても受精せず、後に崩壊した卵を示しており、これらは全て容器の底に沈んだ。外観上の崩壊の程度は様々であるが、非媒精群の未受精卵でも同様の経過をたどった。崩壊の最後のステージでは卵膜が

破れ、内容物が漏れ出した。

未受精卵（Fig. 63, 1～13）と受精卵（Fig. 63, 14～18）の構造の変化をFig. 63に模式図で示している。未受精卵には、崩壊型（Fig. 63, 1～3）、狭囲卵腔型（Fig. 63, 4～8）および正常囲卵腔型（Fig. 63, 9～13）の3タイプがあり、全ての実験において最後は崩壊した。未受精卵の正常囲卵腔型（Fig. 63, 10）は卵割が起きるまでは受精卵（Fig. 63, 15）と外観上同じであった。

プランクトンネットで採集した天然卵を検討したところ、一部の卵は前述の未受精崩壊卵と同様の形態学的特徴を有していた。例えば、Fig. 64Aは油球を除く大半の内容物が無い崩壊卵を示し、Fig. 64Bはかなり多くの内容物を持った崩壊卵を示している。これらの卵は水深40 mでの水平ネット曳網で採集されたもので、正常卵を含めた総マイワシ卵の55%を占めた。崩壊卵と正常卵の垂直分布をFig. 65に示した。崩壊卵は水面下、水深20 m, 60 m, 80 mでは明らかに水深40 mより少なかった。

考 察

Miller (1952) によると、カルフォルニアマイワシの未受精卵は海水中で3時間培養しても囲卵腔を形成しなかったという。その後媒精したところ、1個の卵のみが受精し、囲卵腔を形成した。一方、本研究における日本産マイワシの観察では、未受精卵はサケ科やコイ科魚類（長浜, 1991; 鈴木, 1991）と同じく媒精しなくても海水に触れることで付活され、明瞭な囲卵腔と胚盤を形成することが明らかとなった。カルフォルニアマイワシ（Miller, 1952）の実験では、囲卵腔の形成が真に受精によるものかどうかは明らかではない。長浜（1991）は魚卵が正常に受精したかどうかを確かめるには卵割を指標にすべきであると指摘している。

今回の実験では3タイプの未受精卵の径時的形態変化が観察された。これら3タイプの未受精卵は卵の成熟状態の僅かな違いによって出現するのかもしれない。今回は媒精群の受精率がかなり低かったため、媒精群および非媒精群とも3タイプの未受精卵が認められた。このような受精率の低さは、親魚採集後3～4時間後に人工受精を行ったためかもしれない。一方、Nakai (1962a) は採集後5～6時間の間は卵と精子の受精能力があると報告している。

マイワシの天然卵に関して、Nakai (1962a) は1936～1943年間に計676定点でネット採集した395,910個のうち未受精卵は僅かに7個であったと報告している。彼は囲卵腔がないかあるいは非常に狭い球形の卵を未

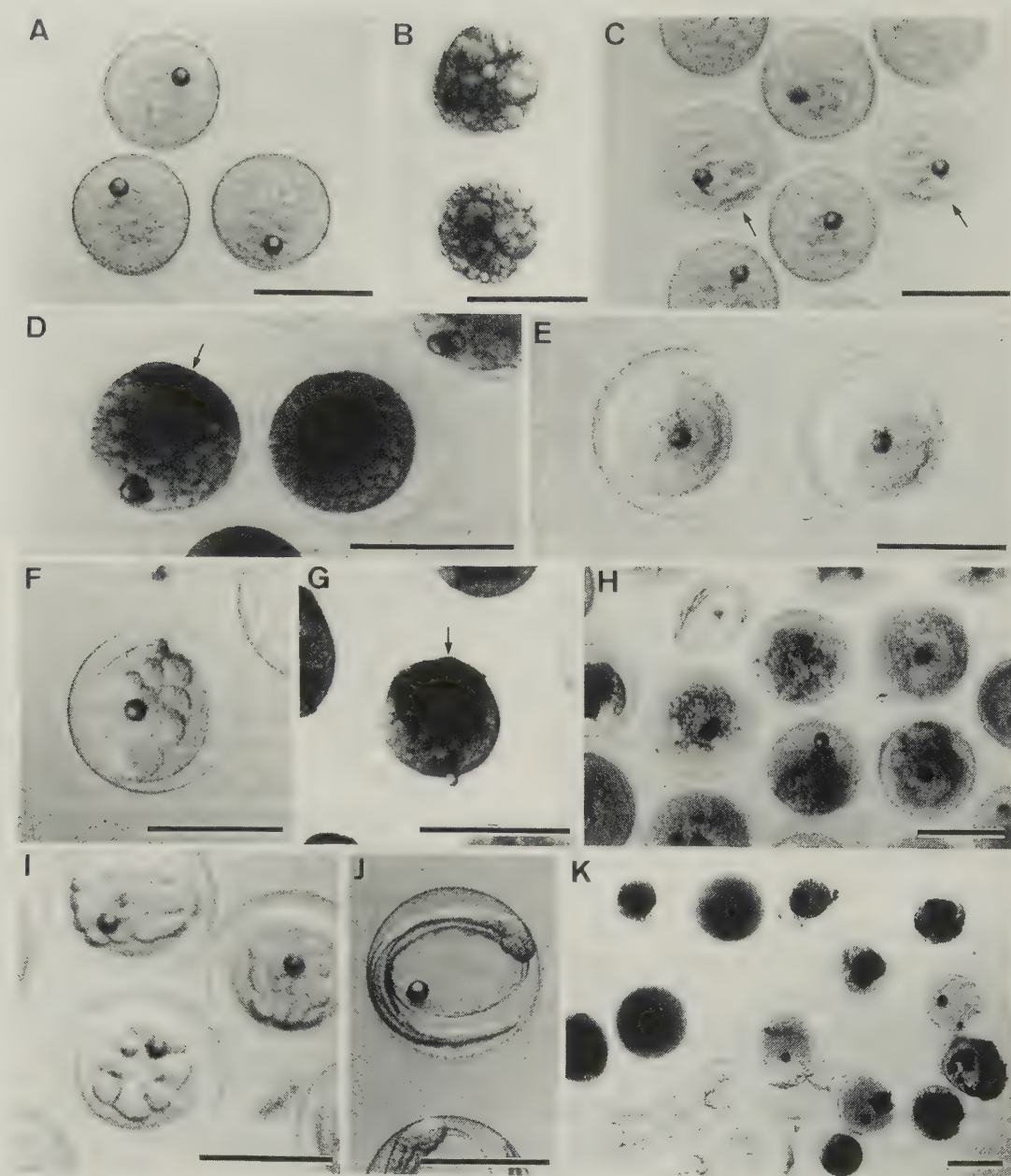


Fig. 62. Unfertilized (A-H, K) and artificially fertilized (I, J) eggs of Japanese sardine. A: immediately after stripping out. B: distorted and disintegrated eggs (20 min after stripping out). C: initial formation of perivitelline space (arrows) (15 min). D: initial formation of blastodisc (arrow) (32 min, formalin-fixed eggs). E: formation of fully developed perivitelline space (1.15 hour). F: irregularly cleft surface of blastodisc (1.65 hour). G: slightly roughened surface (arrow) of blastodisc (3.25 hour, formalin-fixed egg). H: disintegrated and sunk eggs with cloudy appearance (11.73 hour). I: 8 and 16-cell stage eggs (1.58 hour). J: C stage egg (40.67 hour). K: various types and stages of disintegrated eggs (11.58 hour). Scale bars indicate 1 mm.

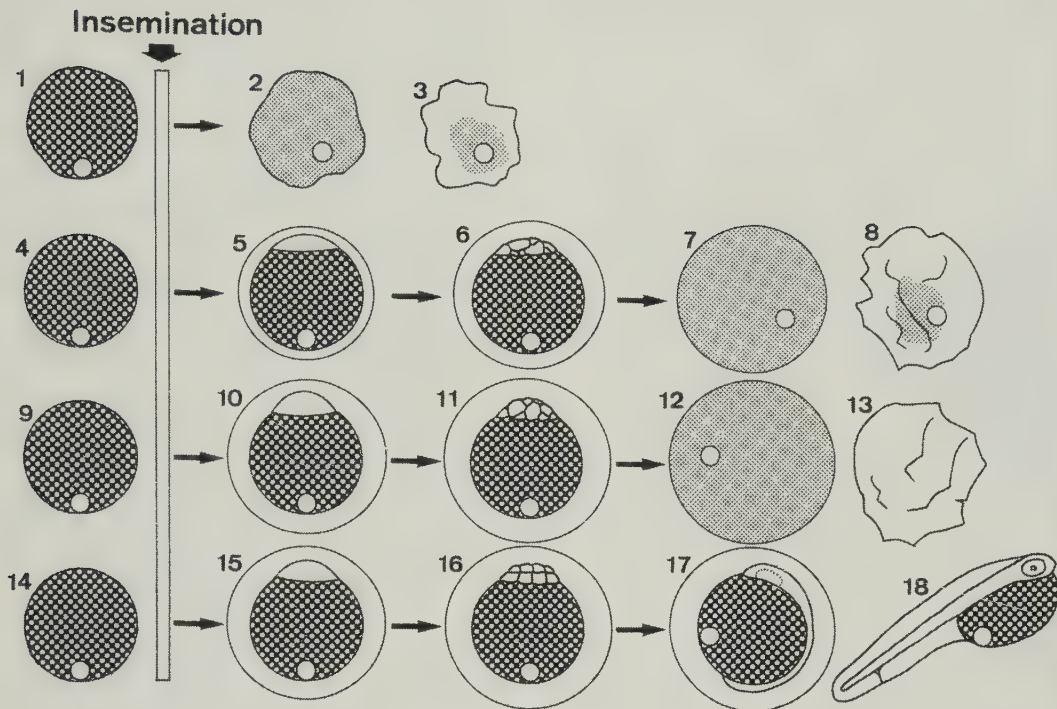


Fig. 63. Schematic illustrations of morphological changes with time in three types of unfertilized eggs (1-13) and artificially fertilized eggs (14-18) of Japanese sardine. 1-3: unfertilized (distorted type). 4-8: unfertilized (narrow perivitelline-space type). 9-13: unfertilized (normal perivitelline-space type). 14-18: fertilized and developing.

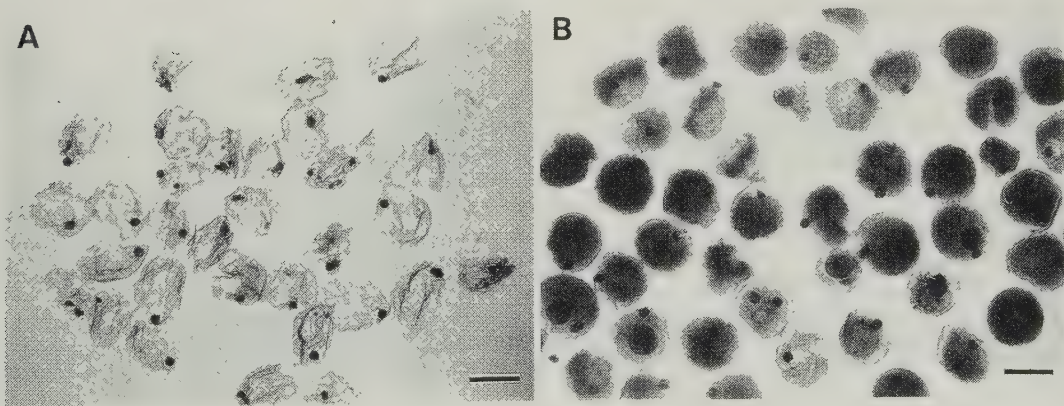


Fig. 64. Anomalous wild eggs of Japanese sardine collected in natural spawning area. A: disintegrated eggs having little contents except for the oil globule. B: eggs which disintegrate yet still have their contents. Scale bars indicate 1 mm.

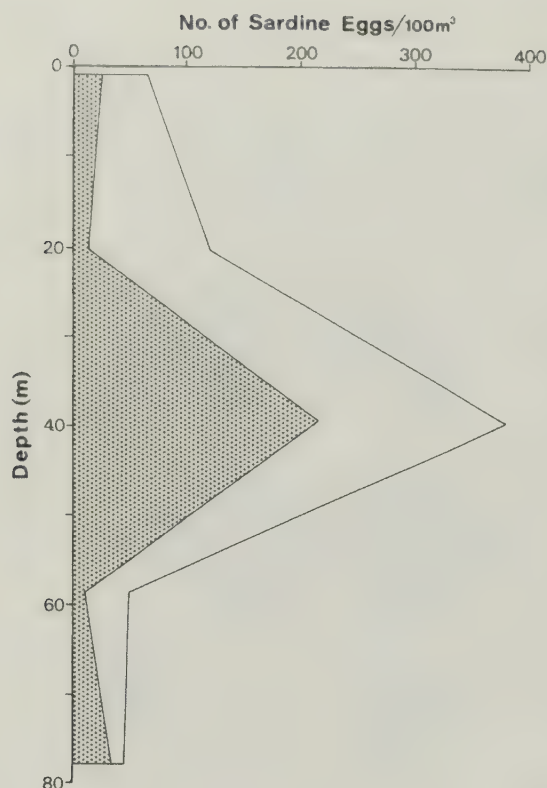


Fig. 65. Vertical distribution of disintegrated anomalous wild eggs and normal ones of Japanese sardine. Stippled area, anomalous eggs. Open area, normal eggs.

受精卵と判断した。その結果、天然海域における産卵では殆ど100%近い卵が受精すると考えた。彼は表層曳網によって卵を採集したために、中層(40~60 m)で産卵された受精卵や沈下傾向にある未受精崩壊卵が採集されなかった可能性がある。Fig. 65に示したように、薩南海域における崩壊卵の垂直分布結果では、これらは表層ではごく少なく、水深40 mで多く採集された。このような卵(Fig. 64A, B)は、形態的にFig. 62K および Fig. 63に示した非媒精群の未受精崩壊卵と非常によく似ていた。西村(1958)は卵割期から胚口閉鎖期までの卵はネット採集のような機械的刺激によりダメージを受けやすいことを示唆した。しかし、Fig. 64A, Bに示した卵は単に機械的にダメージを受けた受精卵とは思われなかった。何故なら、これらの卵は卵割細胞を含んでおらず、卵内容物量や卵膜の崩壊状態は卵によりかなり変異していたからである。Fig. 62K および Fig. 64に似た破裂した卵膜や白濁した卵は薩南海域の産卵調査ではしばしば採集される。以上のことから、Fig. 64 A, Bに示した崩壊卵の大部分は未受精卵であり、薩南海域の産卵場では未受精卵

が比較的多く存在するものと思われる。

産卵調査によって総産卵量を推定する際の1つの重要な問題は、未受精卵の正常閑卵腔型と受精卵とは卵割が始まるまでは識別できないという点である。このことは推定された総産卵量の中にいくらかの未受精卵が混入する可能性を示している。この点に関して、未受精卵の量的評価のために今回行ったより深い層や広い範囲における採集調査が必要であろう。

人工産卵誘発や仔魚飼育における最近の進歩の結果、仔魚の生残にとって卵質が重要な役割を持つことが明らかとなってきた。Kjorsvik *et al.*, (1990) は卵の染色体異常が太平洋マダラ *Gadus morhua* の卵質評価の基準となることを示した。また、マイワシにおいては吸水卵の初期発達にとって必須な化学成分は採集親魚群によって変化するという(Morimoto, 1996)。これらの知見から、天然海域で産卵された卵の中にも生存不可能な卵が多く存在することが示唆され、その要因は恐らく雌親魚の栄養状態に起因するものと推定される。今回見出されたマイワシの未受精卵と思われるものは、精子の侵入に失敗したか発育の可能性のない低卵質のものである可能性がある。マイワシの資源変動機構を解明するためには、海中で産卵される卵の質について更に研究する必要がある。

第5節 採集卵数の短期的および定点間の変動

卵数法は、産卵調査(卵・仔稚魚の分布様式や分布量を知るための調査)の結果から総産卵量を推定し、さらに親魚資源量を推定する方法である(渡部, 1983)。しかし、プランクトンネットによる卵・仔魚の採集量は短時間内の反復採集においてもかなり変動が大きく、その信頼性についてこれまでも問題にされてきた(千田ら, 1956; 伊東, 1958; 上野, 1983)。また、定型的な産卵調査は月に1回行われることが多く、産卵期間中に1日、数日、または1週間程度の単位で採集卵数がどのように変化するかについては殆ど知見がない。採集卵数がこれらの単位で変動する場合には、産卵調査日の違いによって総産卵量の計算結果が大きく影響されることになる。また、対象生物の不均一分布が採集量変動に強く影響すると推定されているが(伊東, 1958)、近接した地点における採集卵数の違いについて調べられた例はマイワシについては殆どない。近接した地点間で採集卵数が大きく異なるとすれば、定点の位置選択も総産卵量の推定値に強く影響すると考えられる。

第2章第4節では西海区水産研究所に近い海域でマイワシ卵が比較的容易にかなり多数採集されることを述べた。そこで、本節では、2マイル間隔に配置した

9 定点において1時間～1週間程度の単位でネット曳網を繰り返し、マイワシ採集卵数がどの程度変動するのかを明らかにしようとした。なお、本研究の一部は、松岡（1996）によって報告されている。

試料と方法

小型漁船（7.4トン）を用船し、プランクトンネット曳網によってマイワシ卵・仔魚を採集した。1988年には3月14、19および28日にFig. 4に示した9 定点において、口径57 cm のネットの5分間表層水平曳網（速度約2.3ノット）を行った。採集時刻はほぼ08時30分から12時30分の間であった。

1989年には3月13、15、17、20、22、25、27日に、同じ9 定点において改良型ノルパックネット（口径45 cm）の海底上3 m から表面までの鉛直曳網を行った。各定点における水深は60～79 m であり、採集時刻はほぼ11時30分から15時30分の間であった。

1990年には、同一定点において夜間の連続採集を行った。3月17～18日に定点⑤において19～05時まで1時間おきに改良型ノルパックネットの鉛直曳網を行った。また、3月25～26日に定点①において18～05時まで1時間おきに同ネットの鉛直曳網を各2回行った。

なお、濾水計は1989年および1990年の改良型ノルパックネットにのみ装着した。従って、卵・仔魚の採集数は1988年には1曳網当たり、1989年および1990年には濾水量100 m³当たりで表した。

採集物は、曳網後直ちに10 % 海水ホルマリンで固

定して研究室に持ち帰った後、マイワシ卵・仔魚を選別し、計数した。卵の発育段階は中井（1962a, b）に従い、A, B, C の各ステージに分けた。

結 果

1988年には3日間の採集を行い、最多の3月14日で9 定点の合計卵数（各1曳網当たり）4,655粒、最少の19日で2,259粒と約2倍の差があった。Cステージの卵は14日には僅か7粒しか採集されず、28日に比較的多く採集された。14日の表面水温は3日間中最も高く（16.9～17.3℃）、Cステージの卵は採集前に殆どふ化していた可能性がある。一方、採集仔魚数は14日に305個体、19日に642個体、28日に1,928個体と後の採集日ほど多く採集された。14日と28日では約6.2倍の差があった（Fig. 66）。

採集卵数を各定点別にみると、14日は定点①で最も多く（1,472粒）、定点⑨で最も少なく（126粒）、約11.7倍の差があった。定点②から⑧は233～538粒であった。19日には定点⑥で最も多く（585粒）、定点③で最も少なく（36粒）、約16.3倍の差があった。定点③の他に、定点②および④でも採集卵数は少なかった。28日には定点②で最も多く（1,368粒）、定点⑦で最も少なく（67粒）、その差は約20.4倍であった。定点②の他に定点①でも採集数は多かった（Fig. 67）。

1989年には2～3日おきに7日間採集を行った結果、前の3日間で採集卵数が多く（3月13、15、17日は濾水量100 m³当たり6,195～9,781粒）、後の4日間

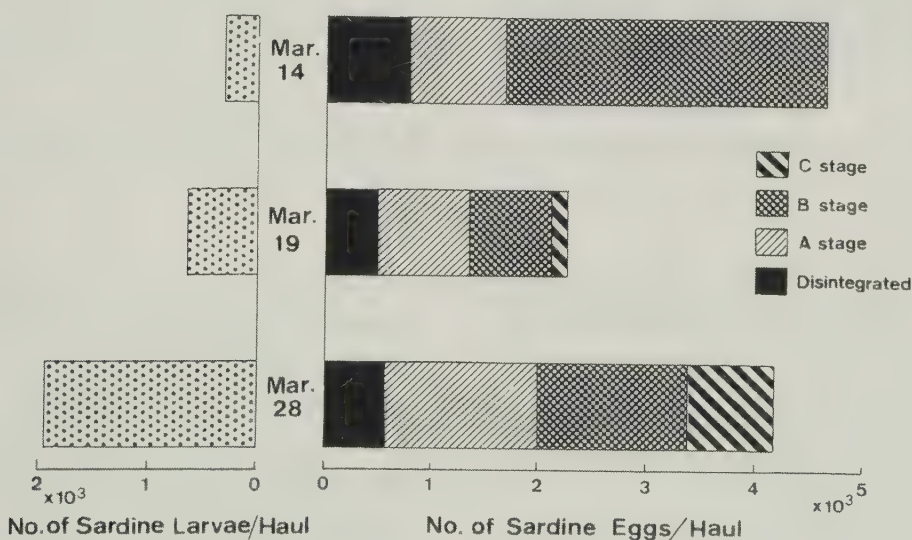


Fig. 66. Total number of Japanese sardine eggs and larvae collected at nine stations in three days in March, 1988.

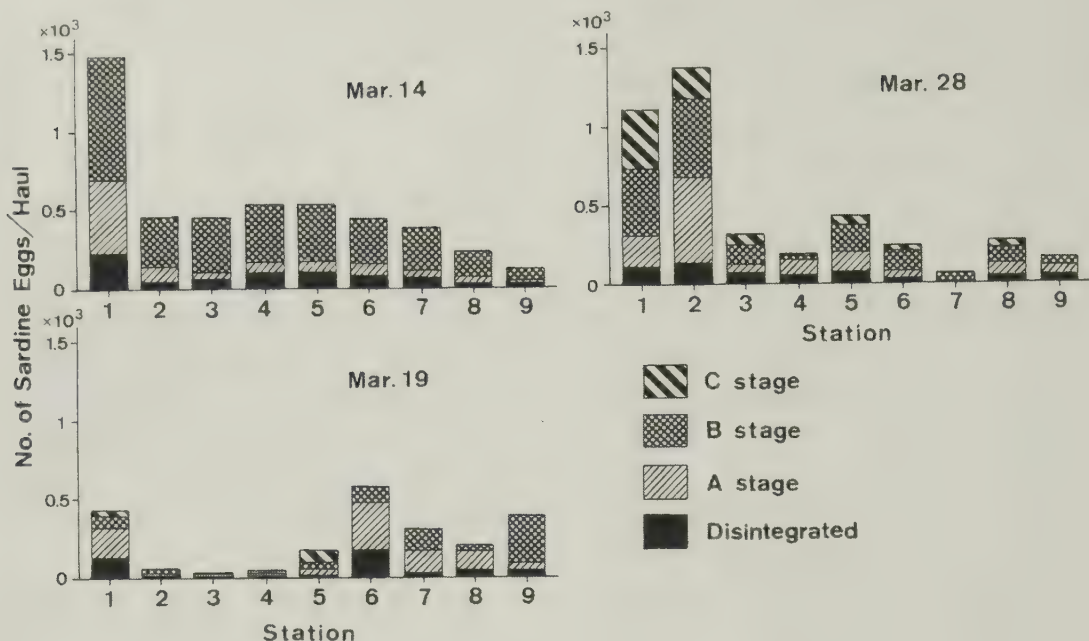


Fig. 67. Individual number of Japanese sardine eggs collected at nine stations in three days in March, 1988.

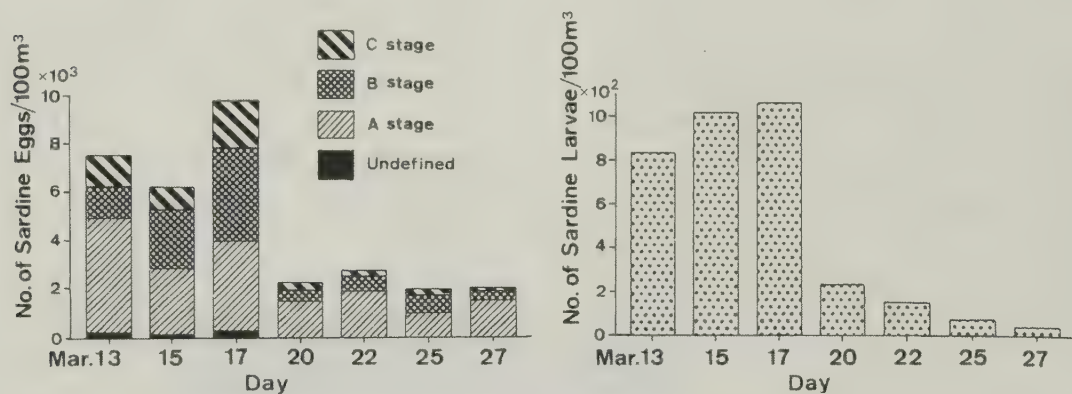


Fig. 68. Total number of Japanese sardine eggs and larvae collected at nine stations in seven days in March, 1989.

では少ない傾向が認められた (20, 22, 25, 27日は1,919～2,704粒)。最多の17日と最少の25日では約5.1倍の差があった。仔魚についてもほぼ同様の傾向が認められ, 13, 15, 17日は833～1,060個体, 20, 22, 25, 27日は40～232個体であった。最多の17日と最少の27日では約26.3倍の差があった (Fig. 68)。

採集卵数を定点別にみると, 13日は定点⑧で最も多く (2,536粒), 定点①で最も少なく (306粒), 約8.3倍の差があった。定点④および⑥では比較的多く, 1,000粒以上採集された。15日は特に顕著に採集卵数

の多い定点はなかったが, その中で定点⑤で最も多く (995粒), 定点①で最も少なく (126粒), 約7.9倍の差があった。17日は定点① (2,222粒) と② (1,921粒) で多く採集され, 定点⑨で最も少なかった (318粒)。定点①と⑨では約7倍の差があった。20日は最多の定点② (363粒) と最少の定点⑥ (44粒) の間に約8.3倍の差があった。その他の定点では111～356粒であった。22日は定点① (727粒) と② (519粒) で多く, 最多の定点①と最少の定点④ (134粒) の間に約5.4倍の差があった。25日は最多の定点① (587粒) と最少の定点

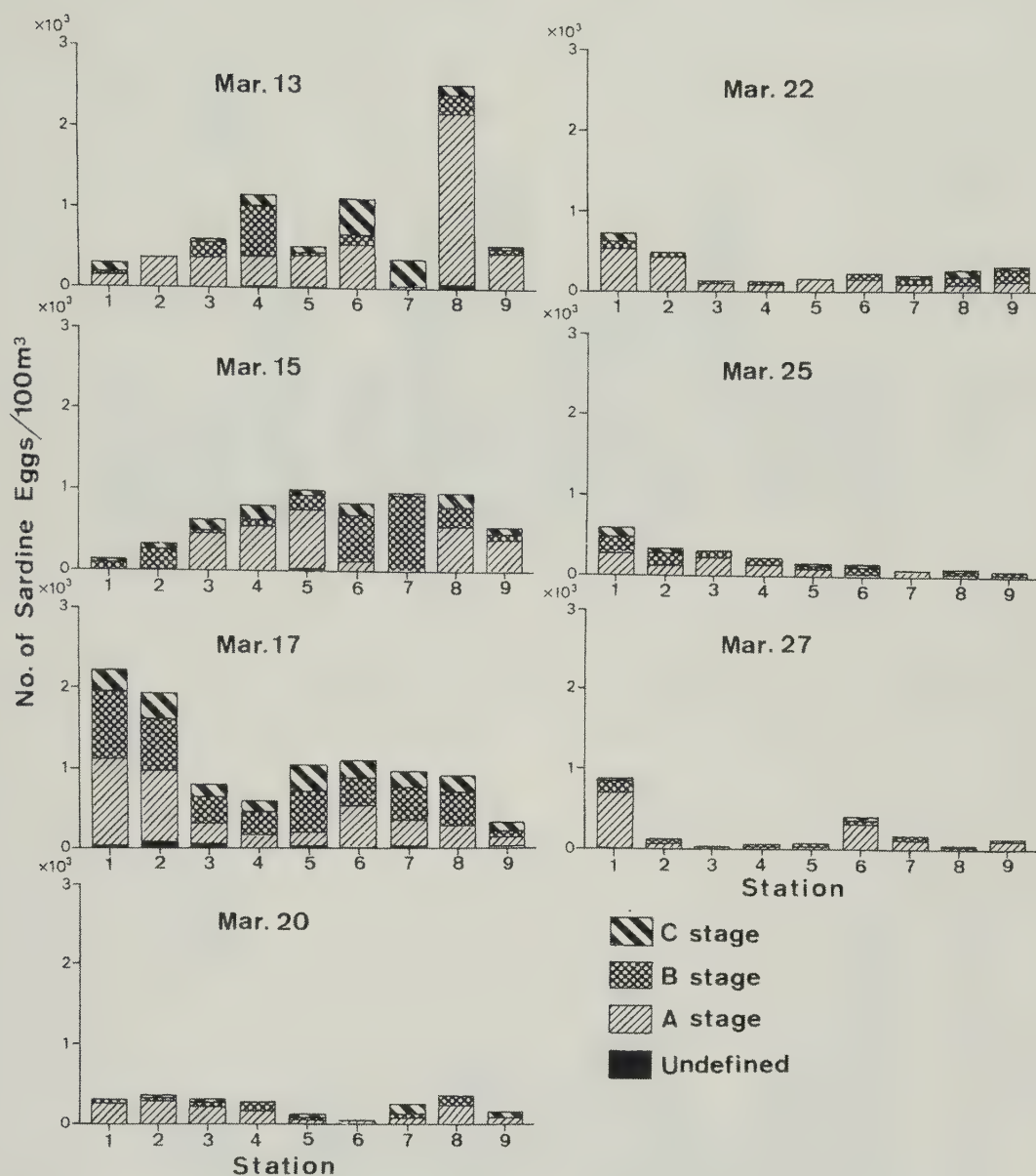


Fig. 69. Individual number of Japanese sardine eggs collected at nine stations in seven days in March, 1989.

⑦ (61粒) の間に約9.6倍の差があった。その他の定点では76~331粒であった。27日は定点① (879粒) と⑥ (419粒) で多く、他の定点では171粒以下と極めて少なかった。最多の定点①と最少の定点③ (26粒) の間に約33.8倍の差があった (Fig. 69)。

1990年には同一定点において夜間の1時間おき連続採集を行った結果、3月17~18日には00時に最も多く (濾水量100 m³当たり344粒)、04時に最も少なく (148粒)、約2.3倍の差があった (Fig. 70)。25~26日には採集卵数が少なかったため各2回の曳網を行った。その

結果、18時に最も多く (72粒)、05時に最も少なく (11粒)、約6.6倍の差があった (Fig. 71)。何れの場合も、夜半以降Cステージの卵が減少する傾向にあったが、これはふ化によるものと考えられる。また、マイワシの産卵は前夜半に行われることが知られているが (例えば、森本, 1993; 第3章第2節)、産卵直後である卵膜扛拳前の卵や卵割初期の卵は全く採集されなかった。

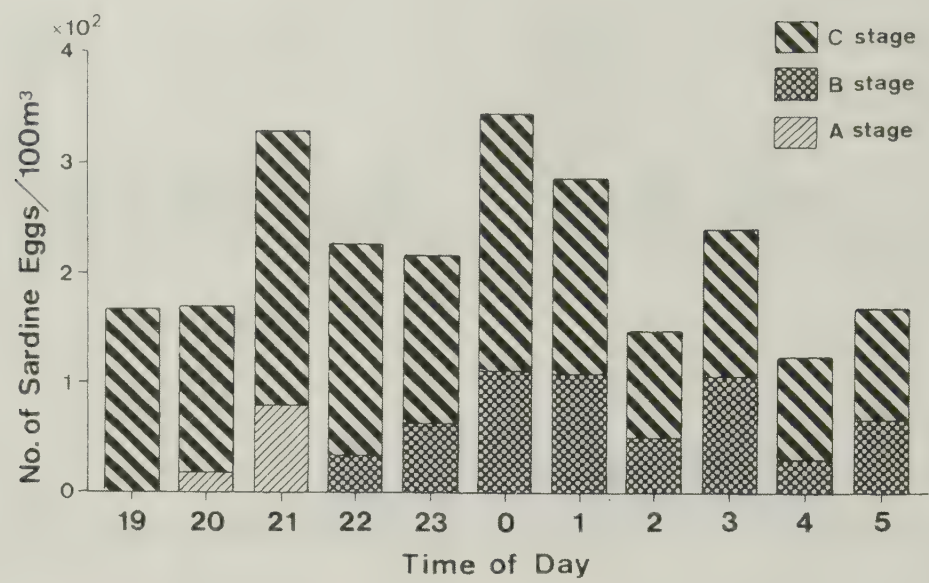


Fig. 70. Number of Japanese sardine eggs collected at station ⑤ from 19:00 to 05:00 in 17-18 March, 1990.

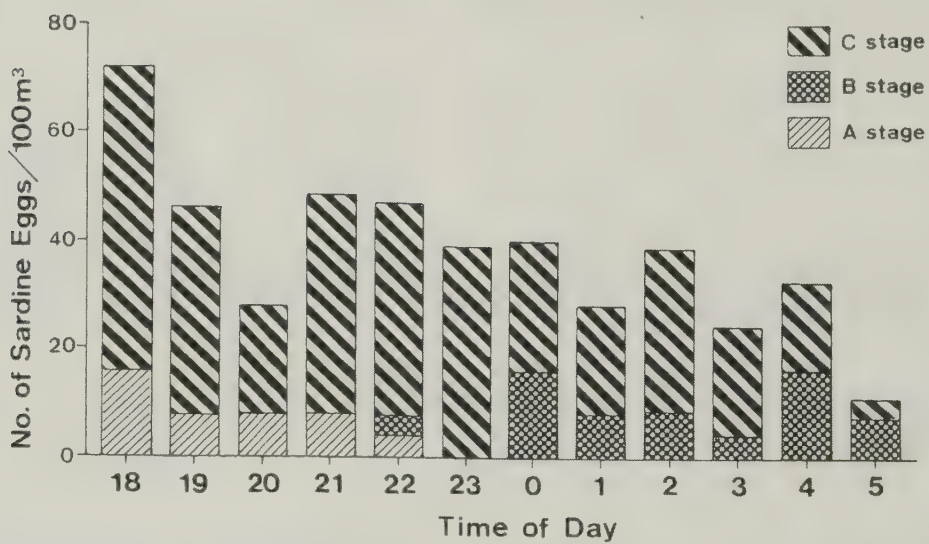


Fig. 71. Number of Japanese sardine eggs collected at station ① from 18:00 to 05:00 in 25-26 March, 1990.

考 察

1988年および1989年の昼間の調査では、殆どの場合 A, B, C の 3 ステージの卵が採集された。この内、A ステージ (Ab-c) の卵は前日の夜に産卵されたものと考えられる。ところが、1990年の定点⑤および①における夜間の 1 時間おき連続採集では、産卵直後である卵膜扛拳前の卵や卵割初期の卵は全く認められなかった。この理由については 2 つの可能性が考えられる。1 つはそれらの調査日に限って定点付近で産卵が行われなかったか、2 つは調査区域が産卵場ではなく、卵は他の海域から拡散または輸送されてくるという可能性である。1 つ目の可能性については、1989年の調査で 7 日間の何れも 3 ステージの卵が採集されていることから、1990年の 2 日間とも全く産卵が行われなかったとは考えにくい。従って、2 つ目の可能性の方がより妥当ではないかと考えられる。なお、08 時 30 分 (1988 年) および 11 時 30 分 (1989 年) には調査区域内で A ステージ (Ab-c) の卵が採集されることから、産卵海域はごく近くであろうと推定される。中村 (1990) によると、五島灘では半時計回りの環流が示唆されている。このことから、産出された卵は南西方向から調査区域に輸送されて来るものと考えられる。

各調査日の 9 定点合計の採集卵数は、1988 年には最大と最小間で約 2 倍、1989 年は 5.1 倍の差があった。後者の場合、前の 3 日間が多く、後の 4 日間で少ない傾向が明瞭に認められた。この結果からみる限り、1989 年は調査日以降マイワシの産卵が急速に終了に向かったのではないかという可能性も考えられる。しかし、西海区水産研究所および西海ブロックの各県水産試験場が行った同時期の産卵調査結果から、本調査海域を含む緯経度 30 分枠目の小海区 (北緯 $32^{\circ} 30' \sim 33^{\circ}$, 東経 $129^{\circ} 30' \sim 130^{\circ}$) における産卵量は 3 月に 14.5 兆粒、4 月に 4.57 兆粒と算出され (松岡, 未発表), 4 月にも引き続いて当海域で産卵が行われていた。また、前年の 1988 年 3 月 28 日にも多くの卵が採集されていた (Fig. 66)。従って、1989 年 3 月 13~17 日の 3 日間と同 20~27 日の 4 日間の差は産卵盛期内の産卵量の違いを反映していると考えられ、少なくとも 1 週間程度は産卵量の多い日や少ない日が続く可能性が示唆される。高尾 (1990) は産卵回数の多いカタクチイワシにおいて、産卵量は日により大きく増減することを飼育実験によって明らかにした。マイワシの産卵回数について定説はないが、2 回以上産卵し得ることが示唆されている (例えば、松原, 1991)。また、第 3 章第 1 節では天然親魚の吸水卵および排卵後濾胞の観察から、4~6 日の平均的産卵周期を算出している。このように

産卵回数が少なく、産卵周期も比較的長いと推定されるマイワシにおいては、産卵量の日による増減は容易に考えられる。

採集仔魚数は 1988 年には最大と最小で 6.2 倍、1989 年には 26.3 倍と卵よりはるかに大きな差があった。伊東 (1958) はイワシ類の稚仔は卵よりはるかに不均一な分布を示すとしており、日々の産卵量の増減に不均一な分布が加わってより大きな差がでると考えられる。

採集卵数の定点間における差の最大値は、1988 年は 11.7~20.4 倍、1989 年は 5.4~33.8 倍 (多くは 5.4~9.6 倍) であった。1988 年は定点①または②の長崎港寄りの沿岸域で多く採集される傾向があった (Fig. 67)。一方、1989 年は調査日により卵の分布様式は大きく異なっていた (Fig. 69)。Matsushita *et al.* (1982) は、カタクチイワシの卵はパッチ状に集中して分布することを報告した。また、Smith *et al.* (1985) によると、産出されたカタクチイワシ卵の水平方向のパッチには、親魚の 1) 産卵行動 (数 m から数十 m), 2) 集群性 (数百 m から数千 m), 3) 群どうしが互いに集中しようとする性質 (数 km から数十 km) が関与しているという。これを今回の 2 マイル間隔に配置した定点間における卵の採集数差に当てはめると、2) 集群性と 3) 群どうしの集中が最も影響を与えているのではないかと考えられる。また、この調査海域に卵が輸送されてくることを考慮すると、流れの特徴や変化も大きく関与していると考えられる。

今回の調査結果では、採集卵数の半日以内の差は最大で 2.3 または 6.6 倍、日間の差は最大で 2.0 または 5.1 倍であった。一方、定点間の差は最大で 33.8 倍と上述の経時差を大きく上回った。ごく沿岸で行われたこの結果を直接に通常の産卵調査に当てはめることはできないであろうが、産卵調査結果から算出される産卵量はかなりの変動幅をもった値であることを示唆していると思われる。従って、より精度の高い産卵量を求めるためには、産卵期を十分にカバーし、できるだけ頻度の高い (反復調査等) 採集調査日を設定することと、産卵量の計算上の単位となる小海区内 (通常、緯経度 30 分枠目) で複数回 (数回以上) の曳網を行う必要がある。

第 6 節 九州周辺海域における産卵量の経年変化と卵分布

イワシ類を主対象とした全国的な卵・稚仔調査が 1978 年から現在に至るまで本州以南の海域で行われ、西海区水産研究所並びに西海ブロックの各県水産試験場でも実施されている。マイワシ卵の出現状況につい

ては、太平洋側では森ら（1988）、菊池、小西（1990）、黒田（1991b）、石田、菊池（1992）、更に対馬暖流域も含む日本周辺については銭谷ら（1995）および久保田ら（1999）によって取り纏められている。これらは一部を除いて年・月別に産卵量を集計して図示化したものであり、対馬暖流系のデータは1990年以前のものは含まれていない。日本海側における詳しい解析結果は後藤（1998）によって発表されている。しかし、九州周辺海域についてはこれまで公表されていなかった。そこで、本節では1979年から1995年までの薩南海域を含めた九州周辺海域のマイワシ産卵量と分布の動向について検討した結果について報告する。なお、本研究の一部は、松岡、小西（2001）によって報告されている。

試料と方法

1979～1995年に西海ブロック各県水産試験場（山口、福岡、佐賀、長崎、熊本および鹿児島県）が1～11月に実施した「200カイリ水域内漁業資源総合調査卵・稚仔調査」（1995年から「我が国周辺漁業資源調査」と名称変更）のデータと、西海区水産研究所が2～4月に行ったデータを合わせて用いた。曳網総数は13,138回であった（Table 6）。マイワシ卵の採集には口径45 cmのプランクトンネット（丸特B型ネットまたは改良型ノルバックネット）を用いた。水深150 m以深の場合はワイヤー長150 mの鉛直曳網、水深150 m以浅の場合は海深相当のワイヤー長による曳網とした。プランクトンネットの網口には予め無網試験を行った濾水計を取り付け、濾水量を計測した。また、各観測定点において表面水温、塩分等の測定を行った。得られた標本は現場において10 %海水ホルマリン固定し、その後、マイワシ卵の査定・計数を行った。

産卵量の算出方法はNakai and Hattori (1962) および渡部（1983）に従った。すなわち、プランクトンネットにより採集された卵の数をもとに、産卵量は次

式により求める。

$$E = S^{-1} (D_i / d_j) \times A_j (n^{-1} \Sigma X_j)$$

ここで、E：ある月、ある単位海区（ここでは緯度・経度30'×30'の升目とする）における産卵量

D_i ：期間日数

d_j ：平均ふ化日数

S：生残率（0.571）

A_j ：単位海区の面積（m²）

n：採集点数

X_j ：濾水率と網口面積により補正された後の海面1 m²当たり採集卵数

マイワシの受精後、C-stage 末（ふ化まで）の所要日数は次式で求められる。

$$d \sim_{c末} = 9.8619 \times 10^{-17} \exp \left\{ \frac{21915}{2} \cdot \frac{1}{(T+273.16)} \right\}$$

T_{ijt} ：t月i中海内j小海区の卵数加重平均水温(℃)は次式で求められる。

$$\overline{T}_{jt} = \frac{\sum_{k=1}^n (T_k X_k)}{\sum_{k=1}^n X_k}$$

ここで、 X_k ：k採集地点の1 m²当たり卵数

T_k ：k採集地点の水温（ここでは表面水温を用いることとした）

n：採集地点数

以上の計算により各単位海区の産卵量が求められる。産卵量は、Ⅰ区（日本海西部を含む海域、北緯34°以北）、Ⅱ区（九州西海域、北緯31°30′～34°）およびⅢ区（薩南海域、北緯31°30′以南）（Fig. 72）の大海区ごとに集計した。なお、1986年以前には薩南海

Table 6. Number of net tows for collecting Japanese sardine eggs by six prefectures and the Seikai National Fisheries Research Institute

Year	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	Total
Yamaguchi Pref.	160	160	142	150	184	182	160	214	150	120	120	120	120	120	120	120	118	2,460
Fukuoka Pref.	60	80	100	100	100	99	100	110	110	110	110	110	110	110	110	110	120	1,749
Saga Pref.	72	72	72	72	73	76	90	91	90	91	90	89	76	76	76	72	74	1,352
Nagasaki Pref.	120	120	120	120	120	123	120	120	120	117	120	120	120	120	120	120	120	2,040
Kumamoto Pref.	84	83	100	74	84	82	84	84	84	84	84	61	63	84	84	84	84	1,408
Kagoshima Pref.	303	305	162	132	132	132	132	132	110	110	104	68	105	105	60	60	80	2,232
Seikai N.F.R.I.	45	47	54	49	52	57	52	52	165	167	156	166	133	155	182	176	189	1,897
Total	844	867	750	697	745	751	738	803	829	799	784	734	727	770	752	742	785	13,138

域での調査例が少なかったために、Ⅲ区の産卵量が実際よりやや低く見積もられているかもしれない。

結 果

産卵量の変化

1979～1995年までの九州周辺海域におけるマイワシ産卵量の変化を Fig. 73に示した。この内、1994年には種子島北端東の1定点で極端に高い採集例（1曳網当たり約7,000粒）があったために、計算上の産卵量は1,065兆粒と非常に高い値となった（Fig. 73の点線部分）。採集卵の大部分が発生初期卵であったことから、この特異的に多い例は産卵直後の密集した卵群を採集したためと思われる。この単位海区を除外すれば221兆粒と、ほぼ1993年並となる。

1979～1995年の期間内でのマイワシ産卵量の最低値は1995年の47兆粒、最高値は1987年の2,873兆粒と60倍以上の変動が認められた。このような変動の主要因はⅢ区の薩南海域での産卵量に由来している。ことに1987年は屋久島および種子島の南方海域で非常に多くの産卵があった。この傾向は1990年まで続き、その後極端な減少傾向に転じた。

Ⅱ区でも明らかに産卵量の経年変化が認められる。この区では1989年に362兆粒と高い産卵量が観測されたが、その他は1979年の165兆粒以下であった。Ⅰ区では1980年に344兆粒というかなり高い産卵量推定値が得られ、1984年には139兆粒と比較的高かったが、他の年は70兆粒以下であった。

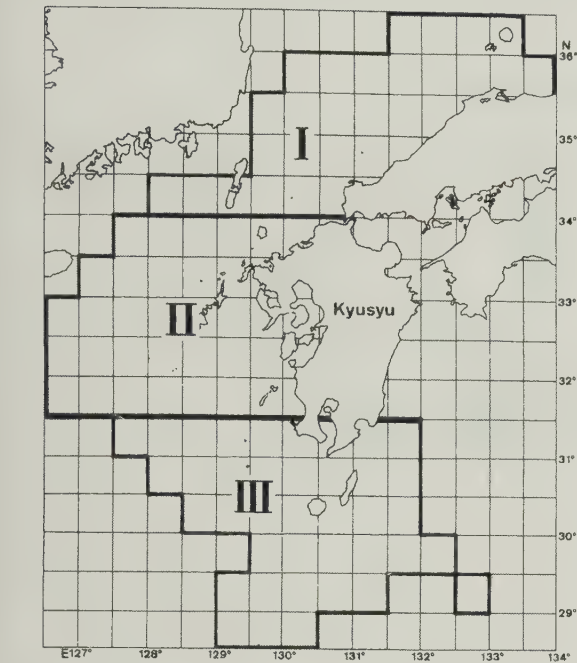


Fig. 72. Map showing three large area (I, II and III) for estimating egg production of Japanese sardine.

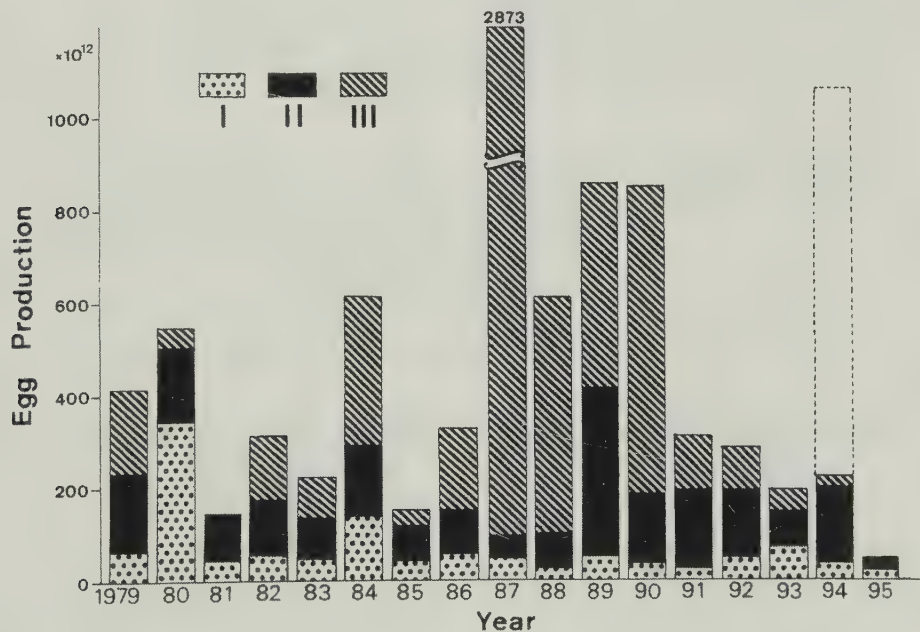


Fig. 73. Egg production of Japanese sardine in waters around Kyushu from 1979 to 1995, divided into the Areas I, II and III (see Fig. 72). A bar in broken line in 1994 indicates an egg production estimated from all the net tow data including anomalously high density of sardine eggs.

1980年はⅠ区とⅡ区の合計値が502兆粒で、これらの区の合計値としては調査期間中で最も多く、その後両区の産卵量は1981年から1988年までは全体として低い状態に留まった。このように九州西岸以北の産卵量が少ない期間は、薩南海域が主産卵場であった期間とほぼ一致している。

1991年以降、薩南海域における産卵量が激減し、1995年には0.3兆粒と殆ど壊滅状態となった。一方、Ⅰ区とⅡ区の産卵量の合計値は1990年から1994年まで200兆粒前後を維持しながら推移し、薩南海域に比べて相対的にこの海域の産卵場としての重要性が高まった。しかし、1995年にはⅠ区、Ⅱ区ともかなり減少した。

産卵時期の変化

Fig. 74 はマイワシ産卵量を月別に示したものである。九州周辺海域では3月が最も産卵量が多く、4月と5月がこれに次いでいた。特に産卵量の多かった1979、1980、1984、1987～1990年では、3月の産卵が主体となっていた。

次にⅠ、Ⅱ、Ⅲの大海区ごとに月別の産卵量の割合をFig. 75に示した。Ⅲ区の薩南海域では調査が不十分な月があるので、Ⅰ区とⅡ区について検討する。

Ⅰ区では1979年と1980年は専ら3月に産卵が行われ、その後1981～1983年までは産卵ピークは4月となり、1984～1987年までは5月がピークとなった。このように僅か数年の間に2カ月の産卵の遅れが認められた。一方、1988年からは一転して産卵期は早まる傾向にあり、4月から3月へ移行しつつあった。

Ⅱ区については1982年までは産卵ピークは3月にあったが、1983年からは4月となり、1989年以降は再び3月がピークとなった。以上のように、資源の高水準期にはⅠ区およびⅡ区とも産卵期のピークが遅れる傾向が認められた。

産卵場の変化

産卵場の推移について、以下検討した。Fig. 76Aは1980年3月の分布図である。この年は山口県沿岸および壱岐から五島列島周辺の海域でかなり多くの産卵が行われていた。

薩南海域でのマイワシ産卵場は1976年以降に形成・拡大してきた(小西, 1983)。Fig. 76Bは1987年3月の分布図で、産卵の中心は専ら屋久島、種子島の南方にあり、その他の海域ではごく僅かしか認められなかった。

Fig. 76Cは1989年3月の分布図である。薩南海域だけでなく甕島から五島灘に至る広い海域が産卵場となった。また、量的には少ないが山口県沿岸にまで産卵

域が広がっており、産卵場の北偏化が明瞭に認められる。

Fig. 76Dは1993年3月の分布図である。産卵場が分離してくる傾向や山口県沖の産卵場が顕著になるなど、産卵場の北偏化が一層明確となった。

産卵水温の変化

Fig. 77は横軸にマイワシ卵が採集された観測定点の表面水温を、縦軸にその単位海区の産卵量を示している。

1979年は水温13～19℃台で主な産卵が行われていた(Fig. 77A)。一方、薩南海域が主産卵場となっていた1987年は21℃台の高水温域で産卵が行われていた(Fig. 77B)。

その後産卵場の北偏化が顕著になった1989年には21℃台でも一部の産卵は行われていたが、むしろ13.5℃以上、特に17～19℃台付近の産卵が多く認められた(Fig. 77C)。

また、薩南海域の産卵量が激減した1991年以降では21℃台のような高水温下での産卵は殆どみられなくなり、14～19℃台の水温で行われていた(Fig. 77D)。1994年に特異的に大量の卵が採集された観測定点でも16℃台と低い水温であった。

考 察

主要浮魚類の組織的な産卵調査の取り纏めは森ら(1988)によって初めて行われた(1978年1月～1986年12月分)が、常磐から薩南海域だけであった。日本海および九州西海域を含めた全国レベルのデータ集計は1991年分から成されている(錢谷ら, 1995)。本報告で示したように1987年の九州周辺の産卵量は2,873兆粒と非常に高かった。これは同年の太平洋岸域での集計による1,860兆粒(菊地, 小西, 1990)をはるかに上回った。この原因は同年3月の薩南海域における数少ない曳網結果による変動の影響を表していると考えられる。すなわち、本研究の値には西海区水産研究所の調査データが大きく影響しているが、太平洋岸域の集計にはこれが含まれていないためである。今後も産卵調査結果の精度を向上させるために、全国レベルの集計が継続されることが望まれる。また、薩南海域は海水の流動構造の変化に伴いマイワシ卵・仔魚分布の変動が激しいため、産卵調査の精度を向上させるには海洋現象の時空間スケールに合わせて卵・稚仔調査計画をたてる必要がある(宮地, 1991)。

薩南海域の産卵群の由来については明瞭な結論はまだ得られていない。マイワシについて小規模の標識放

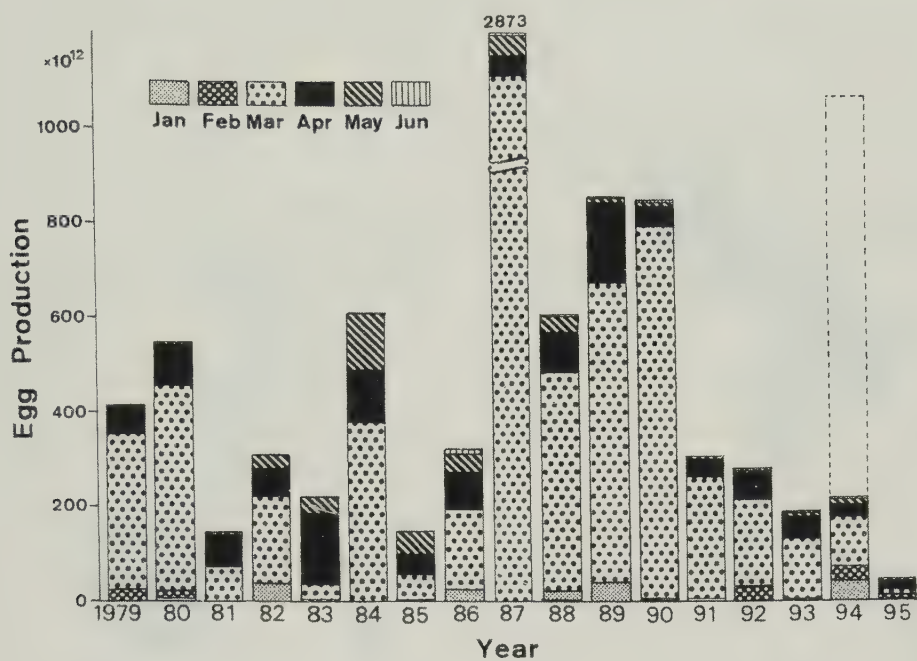


Fig. 74. Total egg production of Japanese sardine in each month (January to June) in the waters around Kyushu from 1979 to 1995. A bar in broken line in 1994 indicates an egg production estimated from all the net tow data including anomalously high density of sardine eggs.

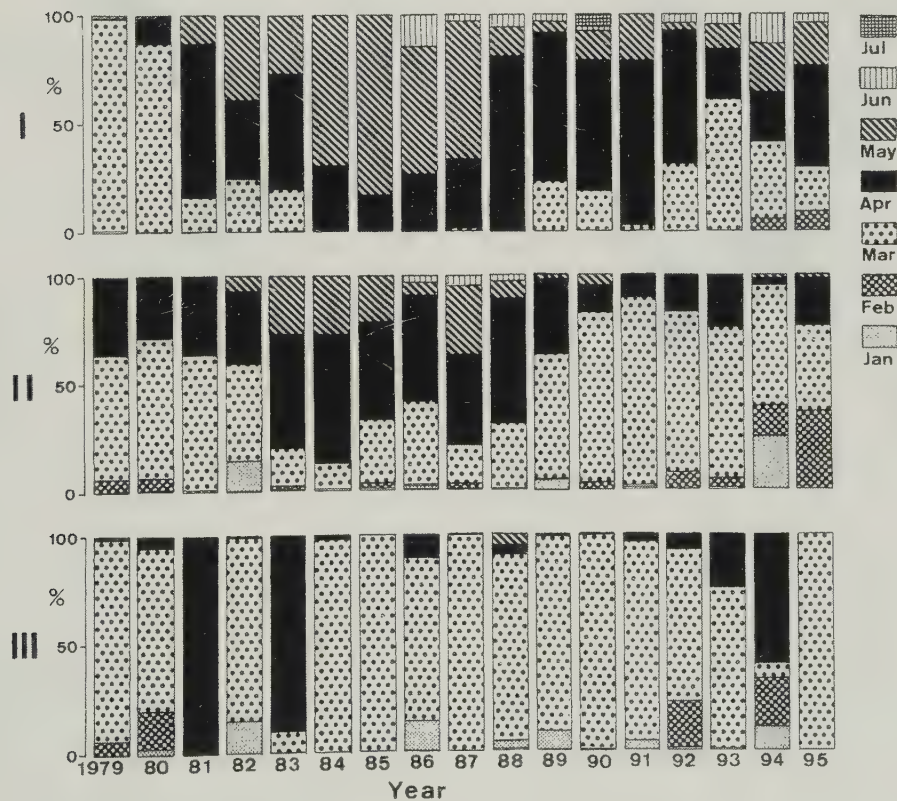


Fig. 75. Proportion of egg production of Japanese sardine in each month from January to July. In Area I, number of net samples was relatively small before 1986.

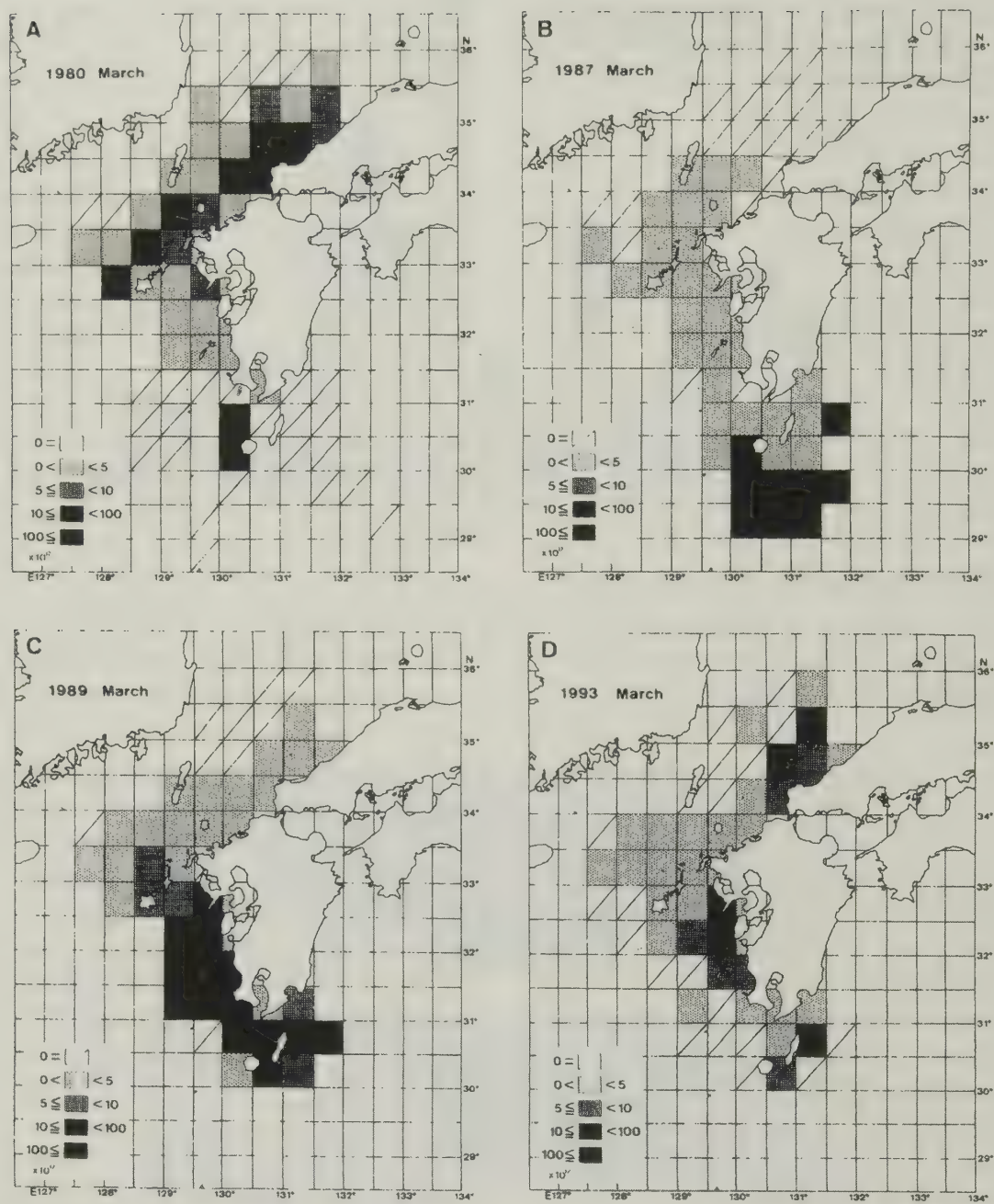


Fig. 76. Distribution of Japanese sardine eggs in March in 1980 (A), 1987 (B), 1989 (C) and 1993 (D).

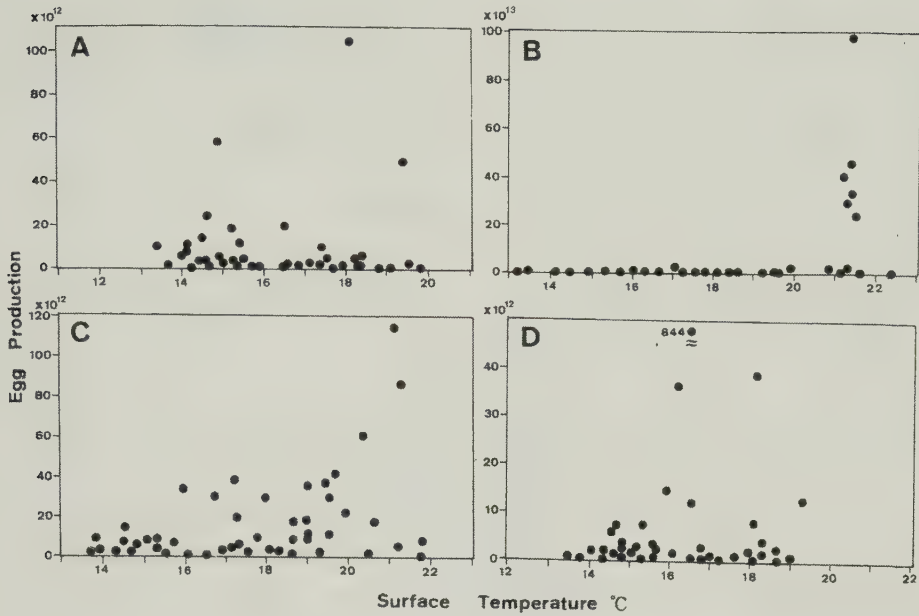


Fig. 77. Relationships between the sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$) and the egg production of Japanese sardine in 1979 (A), 1987 (B), 1989 (C) and 1994 (D).

流調査は行われたことはあるが（末広，1951），大規模な調査は行い難いこともその1つの要因かもしれない。庄島（1988）は薩摩半島沿岸域では九州西岸域を南下した九州系群が産卵することも考えられる一方，屋久島・種子島近海の黒潮域では主として九州東岸を南下した親魚群によって産卵が行われている可能性が強いと推定している。また，黒田（1991b）は12～3月の産卵期に日向灘を南下した産卵群と九州西岸を南下した産卵群の混合が想定されると述べている。本研究からは，Fig. 76A～Dに示された産卵場の変化を考慮すると，日本海西部，九州西海域および薩南海域に至る産卵群の南下位置が経年的に変化してきたのではないかと推定される。すなわち，資源の低水準期には対馬暖流域を生息場とするマイワシは日本海西部や九州西海域において産卵し，資源の高水準期には早期（2～3月）に産卵する主群は薩南海域まで至って産卵するものと思われる。資源が減少すると早期に産卵する主群が消滅し，後期（4～5月）にⅠ区やⅡ区で産卵する群が目立つようになるため，産卵場が北偏するようみえるのではないかと推察される。

産卵期に関しては，資源の高水準期には日本海西部のⅠ区と九州西海域のⅡ区の産卵期に遅れが生じた。この理由の1つとして，資源の増大による密度効果のため成長の遅れや成熟の遅れが産卵期に影響したことも考えられるだろう。他の理由としては，資源の高水準期には早期に産卵可能な群が早く南下して，薩南

海域において2～3月頃に産卵し，若齢魚および成長や成熟の遅れた群が，Ⅰ区やⅡ区において4～5月に産卵したとも推測される。黒田（1991b）によると，マイワシ資源の高水準は1980年と1981年の卓越年級群によって維持されていたという。これらが薩南海域の早期産卵群であったと考えられる。また，本研究で近年はⅠ区やⅡ区で産卵期が早まっていることが示された。これに関しては，薩南海域まで南下し早期に産卵していた群がほぼ消滅し，その後に生まれた群が成長し南下することなく比較的早期（3月）に産卵するようになったのではないかと推定される。

伊東（1961）は，日本近海におけるマイワシの産卵水温は10～20 $^{\circ}\text{C}$ の範囲にあり，黒潮あるいは対馬暖流の上流域で高く，下流域では低いと述べている。Nakai and Hattori（1962）は1949～1951年の日本近海の産卵場における発生初期卵の出現と表面水温から水温11.1～19.1 $^{\circ}\text{C}$ （適水温13～16 $^{\circ}\text{C}$ ）をマイワシの産卵水温とした。マイワシの産卵水温は，資源の高水準期と低水準期では大きく異なる。資源の高水準期には薩南海域に産卵場が形成される特徴があり，その産卵水温は産卵場の中で最も高く，主産卵水温は17～21 $^{\circ}\text{C}$ である（黒田，1991b）。戦前の大漁期にも薩南海域で産卵場が形成され，その産卵水温は18～20 $^{\circ}\text{C}$ であった（Nakai, 1962a, b）。第2章第2節では23.5 $^{\circ}\text{C}$ で卵をふ化させた結果，全ふ化率，正常ふ化率，摂餌開始期生残率および摂餌率とも21 $^{\circ}\text{C}$ に比べて低い値を示した。

銭谷（2000）は23℃ではふ化時の体長が19℃より小さく、ふ化後約2時間で全て死亡したと報告すると共に、マイワシがふ化後正常に发育する上限水温は21～23℃の間にあると推定している。Fig. 76B と Fig. 77B に示したように1987年には屋久島と種子島の南方の21℃台の海域で非常に多くの卵が採集された。このような高水温はマイワシ卵のふ化およびその後の发育にとって上限に近い環境であろうと思われる。高水温下での産卵のメリットは卵期が短く、この間の減耗が少なくなることである。すなわち、うまくいけば初期減耗が減って資源が増大するが、もし、21℃台以上の高水温域に卵・仔魚が輸送された場合には資源が壊滅状態になるといった、非常に危険性を孕んだ産卵様式であると考えられる。マイワシがなぜ資源の高水準期に高水温域で産卵するのかは明らかではないが、このような現象はその後の産卵場の崩壊および資源の激減を暗示しているように思われる。

低水温の影響について、カルフォルニアマイワシでは14℃未満ではふ化仔魚の死亡率が非常に高く、13℃未満では網膜の色素沈着や顎の形成に支障を来することが知られている（Lasker, 1964）。第2章第3節では低水温下におけるマイワシのふ化実験を行った結果、13.8℃ではふ化率や摂餌開始期生残率等に問題はなかったが、10.8℃では摂餌開始期生残率がかなり減少し

た。以上のことを考慮すると、マイワシ卵仔魚の最適水温は14～19℃程度であろうと思われる。

第4章 総合論議

发育段階

日本産マイワシの发育段階に関して、内田（1958）は後期仔魚期を浮遊仔魚後期と沿岸シラス型仔魚後期に分けた。前者は摂餌開始期から全長約17 mm、後者は17 mm から約40 mm とし、それ以降を稚魚期とした。一方、黒田（1991b）は外部形態の変化に基づき稚魚期は全長55 mm から始まるとした。一般に、各鰭鰭条の定数化が仔魚から稚魚への移行の外部形態指標とされている（内田、道津, 1958）。マイワシでは、各鰭の中で胸鰭鰭条が28.4 mm SL に最も遅く定数化する。しかし、このサイズでは内・外部形態的にまだ変態相の途上にある。本研究の骨学的観察からは34 mm SL（約41 mm TL、[内田, 1958] と殆ど異なる）から稚魚期が始まると考えられる。何故なら、頭部骨格、脊椎骨、各鰭支持骨および鰭条の殆どがこのサイズまでに軟骨化または硬骨化するためである（Figs. 29, 30）。Fig. 24に示した DPD/SL 比の成長に伴う変化は稚魚期への変態の程度を示す最も適当な指標の1つと考えられる。

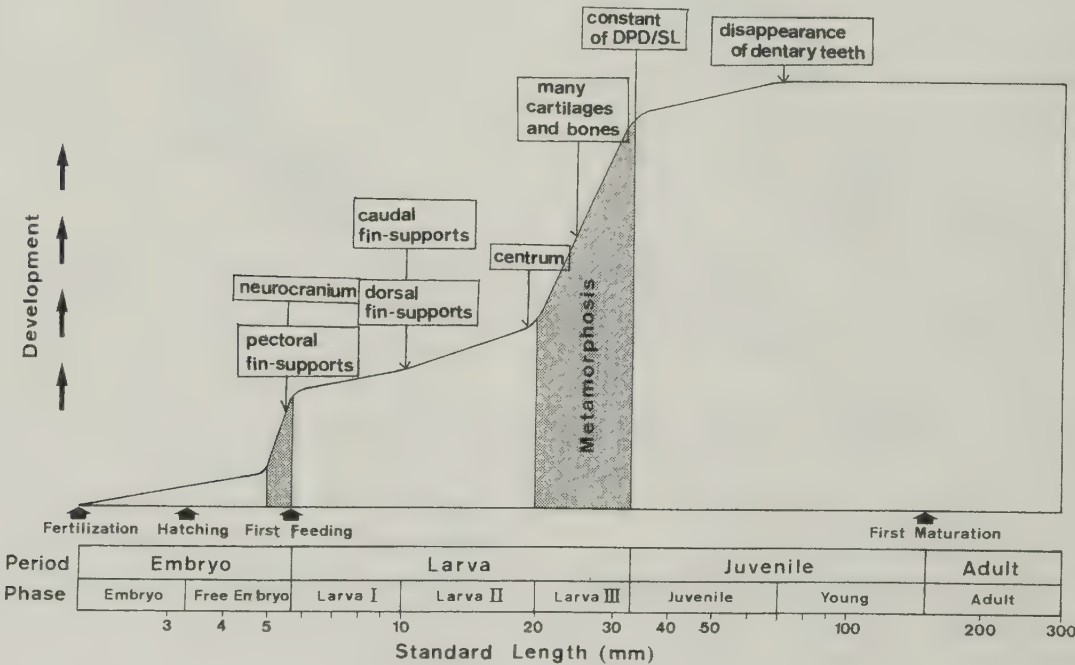


Fig. 78. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by bones and cartilages.

Fig. 78はマイワシの骨格形成過程から考えられる発育様式と卵期を除いた4期8相からなる発育段階を模式的に示している。4期は胚体期、仔魚期、稚魚期および成魚期から構成されている (Balon, 1985)。胚体期は胚体相と自由遊泳胚体相 (前期仔魚期) に分けられ、後者はふ化直後に始まる。Fig. 29と Fig. 30か

ら10 mm NL, 20 mm SL および30~40 mm SL 付近に骨格形成過程における発育段階の境界が存在が認められる。仔魚期には仔魚Ⅰ相、仔魚Ⅱ相および仔魚Ⅲ相が含まれる。仔魚Ⅰ相は摂餌開始期から10 mm NL までである。10 mm NL 以上になると尾鰭と背鰭の支持軟骨および胸鰭軟骨板が発達し始める (Fig. 30)。

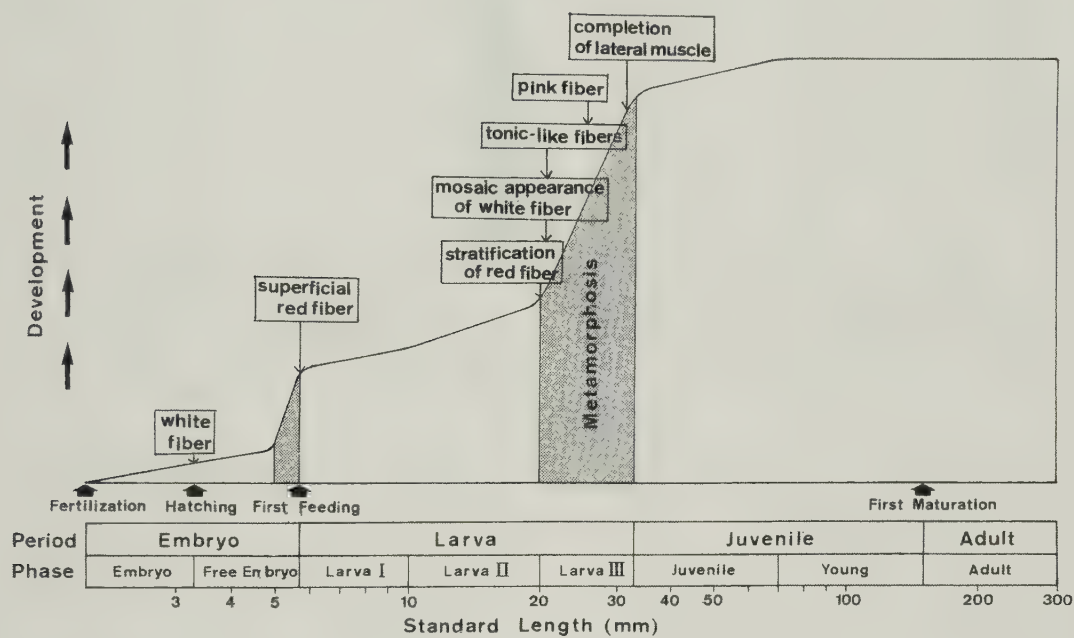


Fig. 79. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by lateral muscles.

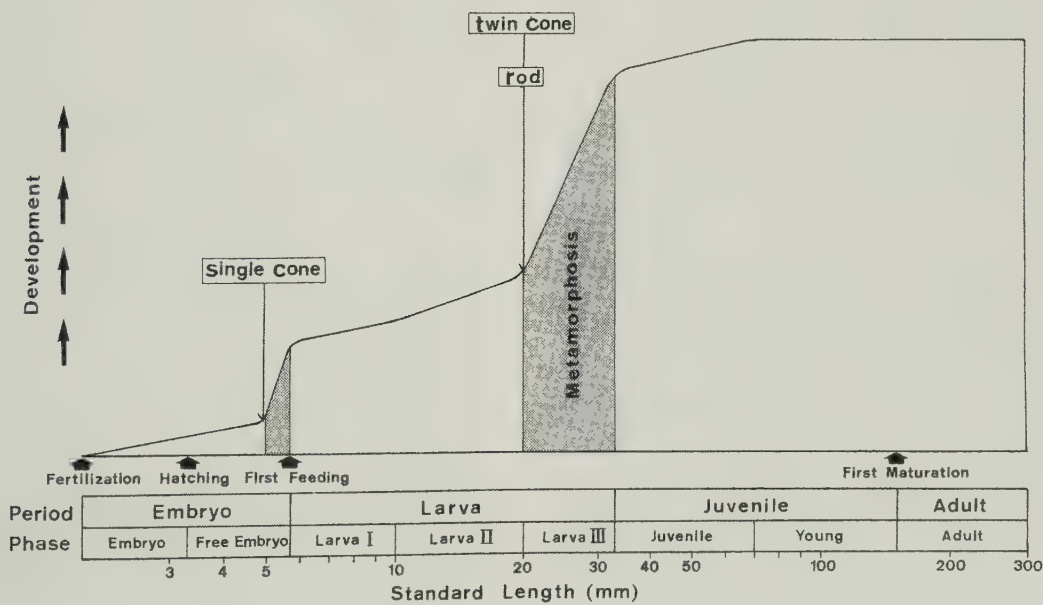


Fig. 80. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by eyes.

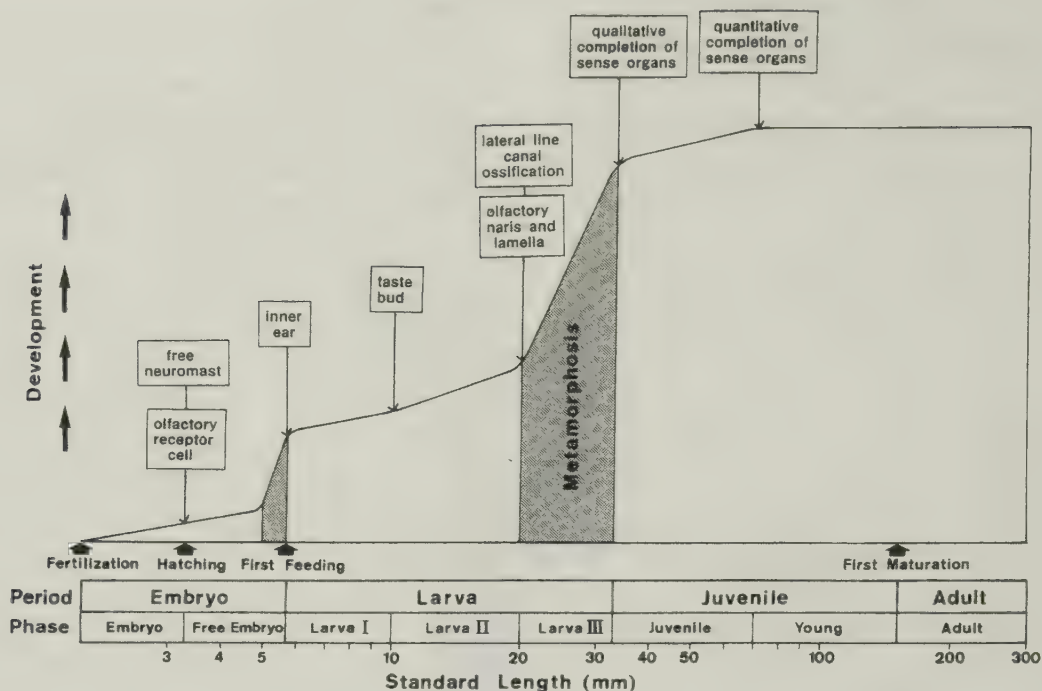


Fig. 81. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by sensory organs without eyes.

仔魚Ⅱ相は10 mm NL から20 mm SL の間である。約20 mm SL では、例えば頭蓋骨や脊柱等の多くの骨格要素が骨化する (Figs. 29, 30)。仔魚Ⅲ相は変態の起こる時期で20 mm SL から34 mm SL の間である。骨格要素の殆どの変化は34 mm SL までに起こる (Figs. 29, 30)。稚魚期には稚魚相と若魚相が含まれ、稚魚相は34 mm SL から60~70 mm SL の間である。60~70 mm SL では骨格形成過程の最後の変化である歯骨歯の消失が起こる (Fig. 29)。この点において、若魚相は骨格系では成魚と同等となる。成魚期は初回成熟以降である。また、Fig. 79は体側筋の形成過程と発育段階を、Fig. 80は眼の形成過程と発育段階を、Fig. 81は眼以外の感覚器の形成過程と発育段階を示している。これらの器官の形成過程と発育段階は、骨格系の形成過程により規定された発育段階とほぼ一致する。

この発育段階は、以下に述べる摂餌・遊泳機能の発達過程の変化と一致する。

また、Matsuoka (1987) はマダいの仔魚期において仔魚Ⅰ相と仔魚Ⅱ相 (マイワシにおける仔魚Ⅲ相、変態相) のみを認めた。マダいのように体が短い仔魚はマイワシのようにシラス型変態を行う魚種に比べてマイワシにおける仔魚Ⅱ相が欠如するものと思われる。

摂餌・遊泳機能

日本産マイワシはふ化直後には硬骨も軟骨もなく未熟な状態を示した。摂餌開始の少し前に主に摂餌に関与する基本構造が形成された。摂餌開始期には顎、懸垂骨、舌弓、下鰓弓、頭蓋骨および胸鰭支持骨で軟骨や硬骨要素が発達した。前4者は口の開閉や口腔や鰓腔の拡張・収縮の際に機能する (Gosline, 1971)。頭蓋骨の篩軟骨、梁軟骨および傍索軟骨は口腔の上壁を形作り、擬鎖骨は下顎を引き下げる際に支柱として機能する (Kohno *et al.*, 1996a)。

マダイでは摂餌開始期に胸鰭の軟骨板 (将来の射出骨) が形成される。これはかなり大きく、前後に素早く動かすことによって尾部の振動による推進力を補助している (Matsuoka, 1987)。一方、マイワシでは胸鰭軟骨板は摂餌開始期には認められず、後に10.5 mm NL 頃に形成された。本種の初期仔魚は非常に細長い体をしており、ウナギ類のように体をくねらせて泳ぎ、摂餌の際にはニシン仔魚 (Rosenthal and Hempel, 1970) と同様にS字型の姿勢から餌に突進する (第2章第4節)。ウナギ型遊泳やS字型摂餌行動を行う細長い体型のマイワシにとっては、短い体型のマダイやマサバ仔魚 *S. japonicus* (O'Connell, 1981) とは異なり、早期の胸鰭軟骨板による推進力の補助は必要ないのかもしれない。

早期にウナギ型遊泳を行う魚種の多くは、成長に伴って尾部を振動させる様式の遊泳に変化する (Gosline, 1971)。背鰭の前方への移動は変態相に起こり (DPD/SL 比の変化で示される)、稚魚期以降の尾部型遊泳を可能にする形態変化である。

マイワシの初期の仔魚は S 字型行動によって個別摂餌を行う。いくつかの浮魚類では、初期の個別摂餌から濾過摂餌へと成長に伴って変化することがよく知られている (東, 1993)。小さな餌生物を漖すのに必要な微小棘の塊を持った棘突起は 25 mm SL 頃に鰓耙上に発達し始める。60~70 mm SL での歯骨歯の消失は濾過摂餌への完全な移行サイズを示唆している。

単錐体のみの網膜が十分に発達する摂餌開始期においては、頭部骨格と胸鰭支持骨の一部が形成され、赤色筋と同様に有酸素代謝を行う体側筋の表層筋繊維が分化した。このような形態学的変化は摂餌開始の成功と密接に関わっている。仔魚期の網膜における最も劇的な変化である桿体と双錐体の分化は、変態相 (仔魚Ⅲ相) の始まりである約 20 mm SL で始まる。変態相の間に桿体と双錐体の数は急速に増加する。頭蓋骨や脊柱のような様々な骨格要素の骨格形成もまた変態相の始めに起こる。体側筋の赤色筋繊維の多層化、桃色筋の形成、tonic-like fibers の分化および既存の太い白色筋繊維間での細い筋繊維の出現もまた 20 mm SL 以上の仔魚で起こる。35.6 mm SL の稚魚における網膜の組織学的特徴は、成魚の網膜にはより多くの桿体が存在すること以外は、成魚の網膜と異ならなかった。骨格形成過程の大部分は 34 mm SL の稚魚までに完成し、また、37 mm SL の稚魚における体側筋の構造はより大きな若魚のものと同様であった。このように、骨格、体側筋および網膜の発達過程はお互いに平行して起こるものと思われる。

少なくとも初期の仔魚の段階では、多くの魚種で摂餌のために光が必要であり (Blaxter, 1986)、単錐体だけの網膜で摂餌開始には十分なのかもしれない。単錐体だけの網膜を持つ仔魚は、薄暗い状態や暗闇では摂餌できず、捕食者にも攻撃され易くなる。双錐体と桿体の分化の後に、仔魚は薄暗い状態でも摂餌できるようになる。桿体は捕食者の動きを感知し、捕食者からの逃避行動のために重要な役割を果たすと思われる (Blaxter, 1986)。マイワシ仔魚における桿体と双錐体の分化は、骨格系や体側筋等の発達の助けを借りて、摂餌や捕食者からの逃避行動を通して生残能力を急速に増加させていると思われる。

ふ化直後の仔魚は嗅覚受容細胞を持っており、匂いを感知することができると考えられる。同時に、頭部や体側に遊離感丘を備えており、海水の振動のような

外的刺激への受容器として機能する。ふ化直後の仔魚は、通常は頭を下にして浮遊しており、時折、突進行動を示した。摂餌開始期までに内耳は十分に拡張し、cristae を伴った 3 つの三半規管が形成された。内耳のこのような発達は、仔魚が正位姿勢で泳ぎ策餌を開始するのを可能にしているものと考えられる。初期の摂餌行動における餌の捕食は、視覚、嗅覚および遊離感丘による水流の感知と密接に関連しているものと考えられる。10~11 mm NL における味蕾の出現は、化学感覚による餌の探索や選択を可能にしているものと思われる。この時期は、背鰭担鰭骨や尾鰭担鰭骨原基の発現によって定義される仔魚Ⅱ相の始まりと一致する。仔魚Ⅲ相の始まりである 20 mm SL 頃には、骨格、骨格筋および感覚器に多くの変化が現れる。嗅覚器では、鼻孔や嗅板が形成され始める。体側の遊離感丘は不明瞭となる。頭部側線管は骨化し始める。内耳では saccular pocket および lagenal pocket が形成され、prootic bulla にはガスが充満する。以上のような感覚器の発達における変態期の変化は、約 32 mm SL までには殆ど完成する。嗅版数の増加のような量的変化は更に継続し、成魚の感覚器の構造は 60~70 mm SL で完成する。これは嗅版数の増加の第 2 変曲点と一致する。骨格系の構造が同様に 60~70 mm SL で完成したことを考慮すると、骨格系、体側筋、感覚器の発達過程は共に密接に関連しながら起こっていると考えられる。

魚の行動は、多くの器官を用いて初めて完遂することができる。ここで示した骨格系、体側筋および感覚器の発達過程は、摂餌、捕食者からの逃避、垂直移動および群れの形成等を通じて仔稚魚の生残にとって不可欠のものである。体構造がかなり未発達の状態でふ化した日本産マイワシは、多くの器官を急速に発達させることによって、生残の可能性を高めていると考えられる。

産卵生態

マイワシの産卵生態については未解明な点が多い。特に、産卵回数、産卵周期、産卵水深等の重要な点が未解明であった。本研究では、これらを含めた産卵生態全般について検討した。

排卵後濾胞を調べることによって、天然個体群の産卵周期を推定する方法 (Hunter and Macewicz, 1985) を用いて検討した結果、産卵周期は 4~6 日と推定された。一方、白石、藤井 (1990) は一過性ホルモンを投与したマイワシが 8~9 日目に再び産卵したことを報告している。また、松浦 (1992) は産卵周期が 3 日であることを示唆している。産卵周期に関する

本研究は、前述のように（第3章第1節）、供試個体数が少なかった。従って、今後、産卵期全体を通じて調査し、観察個体数を大幅に増やして、より正確な産卵周期を明らかにする必要がある。

第3章第2節において、マイワシの産卵時刻が20時前後であることを明らかにした。これは、これまでに報告された中で最も早い時間帯に属していた。また、調査日により産卵時刻が若干ずれる傾向が認められた。従って、今後さらに調査を重ね、産卵時刻の日間変動を明らかにする必要がある。

第3章第3節において、マイワシの天然海域での産卵水深は約40～60 mであることを明らかにした。筆者の推論では、本種を自然産卵させるためには、かなり水深のある水槽（恐らく10 m以上）が必要と思われる。しかし、現在ではそのような設備を備えている研究機関はないと思われる。今後、そのような深い水槽が設置され、自然産卵させて、本種の産卵回数や産卵周期が実証されることが期待される。自然産卵による受精卵は、ホルモン投与による放出卵よりも天然海域での産卵に近い卵と考えられる。本研究では、天然海域から得られた発育途上の卵を用いてふ化・飼育実験を行ったが、自然産卵の卵を用いれば、受精直後の様々なふ化実験や仔魚の発育実験を行うことが可能である。後述のように、現在、マイワシ資源は極めて低水準にあり、このような実験は不可能に近い。数十年後の将来のマイワシ研究者によって、このような実験が行われることを期待したい。

資源変動

日本産マイワシが大きく資源変動することは、古くは江戸時代の記録からも明らかにされている（川崎, 1983; 黒田, 1991a, b）。Nakai (1962a, b) は、戦前に薩南海域にマイワシの大産卵場があることを発見し、1941年に調査船上で人工受精を行い、様々な飼育実験を行った。その後、資源は減少し、九州系群（個体群）、日本海系群（個体群）、太平洋系群（個体群）および足摺系群（個体群）に分かれた。その頃、伊東（1961）は、日本海系群（個体群）について漁業生物学的研究を行った。その後、資源は更に減少し、1965年の年間漁獲量は9千トンの最低水準となり（川崎, 1983）、以後資源生物学的研究は途絶えた。

資源がやや回復傾向を示し、薩南海域でも産卵し始めた頃、小西（1983）が、卵・仔魚の分布について調査・研究を行った。資源は順次増加し、やがて日本全国で漁獲されるようになった。この頃、産卵は主に薩南海域で行われていた。資源量がピークに達した1988年から農林水産技術会議のプロジェクト研究である「農林

水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究」（略称－バイオコスモス計画－浮魚系）が始まった。太平洋海域における1989年初頭の産卵量は豊富であった。しかし、その後の当歳魚の加入が数年間続けて激減し、資源は急速に減少していった。この原因については、海流の変化（冷水塊の形成）ではないか？、クラゲやヤムシ等の魚食性プランクトンによる捕食ではないか？（河井, 1988）、カツオ等の魚類による捕食ではないか？、あるいは魚種交替が起きているのではないか？といわれていたが、結局結論は出なかった。

日本産マイワシに限らず、世界中のマイワシ属は大きく資源変動をくり返す（川崎, 1983; 河井, 1988）。マイワシ資源の変動要因については、エルニーニョと同調するのではないか？、太陽の黒点の拡大・縮小と関係があるのではないか？（河井, 1988）、または、カタクチイワシとの魚種交替ではないか？（川崎, 1983）ともいわれているが、科学的には証明されていない。

1988年より松岡ら（松岡・三谷, 1989）が、主に九州系群（個体群）について研究を開始した。薩南海域のマイワシは急速に減少していったが、九州系群（個体群）はまだ豊富であった。しかし、1995年頃には、九州系群（個体群）も減少し、研究を中止せざるを得なかった。

なお、その後のマイワシ資源の減少に伴う地域個体群の変化等により系群区分が見直され、近年は九州系群と日本海系群を合わせて対馬暖流系群（個体群）、また、太平洋系群と足摺系群を合わせて太平洋系群（個体群）と呼ばれている。2004年12月の情報によると、九州西岸海域ではマイワシの卵・仔魚は殆ど採集されない状況であり、親魚の群れが長崎・天草沖に散発的に見られる程度である（佐々千由紀, 私信）。日本海沿岸においても同様である（後藤常夫, 私信）。太平洋東部でも、卵・仔魚は殆ど採集されず、銚子沖において親魚が漁獲されている。これらの親魚は完熟卵を持っていないという（大関芳沖, 私信）。高知県の土佐湾では、親魚や卵・仔魚も採集されている（石田 実, 私信）。

2005年2月7日付けの日本水産経済新聞によると、大羽マイワシが築地の卸値で1尾800円したという。日本産マイワシは殆ど「幻の魚」となりつつある。カルフォルニアマイワシの輸入も盛んに行われている。2007年の対馬暖流系群（個体群）においては、「専獲を避け混獲程度の漁獲にすることが望ましい」（大下, 2007）と提言されている。太平洋系群（個体群）については、「最低資源量への減少を回避して親魚量の維持以上を目指す」（西田ら, 2007）として、何れも親

魚量の保護を訴えている。

以上のことから、日本産マイワシ資源は、現在、極めて低水準であるが、過去の例（黒田，1991a, b）から判断すると、恐らく、近年中に最低水準となり、その後、次第に増加に転じ、更に数十年後に再び豊漁期が訪れるものと推定される。幸いにも高知県の土佐湾にはマイワシ親魚を漁獲する漁業がなく、その結果、自然に親魚の保護海域となっている。この海域から動物プランクトン（主にコペポーダのノープリウス幼生等）の増加等によって卓越年級群が出れば、その後のマイワシ資源の増大に繋がるものと考えられる。

マイワシ資源が回復した際には、これまでの研究成果を基礎として、本種の資源変動機構の解明に向けて更なる研究が行われることが期待される。また、資源が減少した際にも基礎的研究が途絶えることなく継承されることが望まれる。

謝 辞

本研究の大部分は水産庁西海区水産研究所に在職中に行ったものである。元水産庁西海区水産研究所資源管理部浮魚生態研究室庄島洋一室長、独立行政法人水産総合研究センター（以下〔独〕）本部業務企画部国際派遣職員（マレーシア在勤）小西芳信博士、〔独〕中央水産研究所海洋生産部長宮地邦明博士、〔独〕日本海区水産研究所海洋環境部海洋動態研究室長加藤 修博士、〔独〕中央水産研究所水産経済部漁業管理研究室三谷卓美室長、元中央水産研究所長中村保昭博士、中国国家海洋局劉 紅斌氏並びに呉 蓉氏には共同乗船調査において多大なご協力を賜った。〔独〕西海区水産研究所海区水産業研究部有明海・八代海漁場環境研究センター木元克則科長には、マイワシ卵・仔魚の培養・飼育に際してご援助を戴いた。元西海区水産研究所海区水産業研究部沿岸資源研究室小笹悦二室長には、プランクトンネットの作製等に際してご教示を賜った。西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」の船長はじめ乗組員各位には、九州周辺海域における産卵調査の際に非常にお世話になった。浮魚生態研究室の橋口八千代さんには長年にわたり卵・仔魚の選別にご協力戴いた。長崎市深堀漁業協同組合所属「信丸」元船長江上信夫氏には、長崎港沖の卵・仔魚調査の際に卓越した操船技術を発揮して戴き、調査を完遂することができた。本研究の一部は、農林水産技術会議別枠研究「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究（バイオコスモス計画）」で行ったものである。初代の浮魚系チームリーダーを務められた元水産庁中央水産研究所生物生態部長森 慶一郎博士には様々なご教示

を賜った。ここに記して感謝の意を捧げる。本稿は鹿児島大学教授川村軍蔵博士、元西海区水産研究所長水戸 敏博士並びに東京大学名誉教授沖山宗雄博士に御校閲戴いた。最後に、本研究を取りまとめる際に様々な便宜を計って戴いた〔独〕瀬戸内海区水産研究所長秋山敏男博士並びに同僚各位に深く感謝申し上げる。

文 献

- Ako H., Tamaru C. S., and Lee C.- S., 1994: Chemical and physical differences in milkfish (*Chanos chanos*) eggs from natural and hormonally induced spawns. *Aquaculture*, **127**, 157-167.
- Ali M. A., 1959: The ocular structure, retinomotor and photobehavioural responses of juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.*, **37**, 965-996.
- Allen J. M., Blaxter J. H. S., and Denton E. J., 1976: The functional anatomy and development of the swimbladder-inner ear-lateral line system in herring and sprat. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **56**, 471-486.
- Anon., 1967: La Jolla first to raise mackerel and sardines to advanced juvenile stage. *Comm.*, *Fish. Rev.*, **29**, 24-25.
- 青木一郎, 村山 司, 1991: 薩南周辺海域におけるマイワシ産卵群の分布と成熟について。水産海洋研究, **55**, 93-104.
- Apelbaum S., Adron J. W., George S. G., Mackie A. M., and Pirie B. J. S., 1983: On the development of the olfactory and gustatory organs of the Dover sole, *Solea solea*, during metamorphosis. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **63**, 97-108.
- 畔田正格, 1981: 初期減耗研究の方法論について－カタクチイワシの初期生態の研究から－, 漁業資源研究会議報, **22**, 7-28.
- 東 信行, 1993: 魚類における摂餌様式の切り替え－プランクトン食魚を中心に－, 生物科学, **45**, 67-73.
- Baker A. N., 1972: Reproduction, early life history, and age-growth relationships of the New Zealand pilchard, *Sardinops neopilchardus* (Steindachner). *Fish. Res. Bull.*, **5**, 64pp.
- Balart E. F., 1985: Osteological development of hypobranchial apparatus in *Engraulis japonicus*. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **51**, 515-519.
- Balart E. F., 1995: Development of the vertebral column, fins and fin supports in the Japanese

- anchovy, *Engraulis japonicus* (Clupeiformes: Engraulidae). *Bull. Mar. Sci.*, **56**, 495-522.
- Balon E. K., 1985: The theory of saltatory ontogeny and life history models revisited, in "Early Life Histories of Fishes: New Developmental, Ecological and Evolutionary Perspectives" (ed. by Balon E. K.), Dr. W. Junk Publishers, Boston, pp. 13-28.
- Barka T. and Anderson P. J., 1963: Histochemistry, Theory, Practice, and Bibliography. Harper and Row, New York, 313pp.
- Batty R. S., 1984: Development of swimming movements and musculature of larval herring (*Clupea harengus*). *J. Exp. Biol.*, **110**, 217-229.
- Blaxter J. H. S., 1969: Experimental rearing of pilchard larvae, *Sardina pilchardus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **49**, 557-575.
- Blaxter J. H. S., 1986: Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **115**, 98-114.
- Blaxter J. H. S., 1987: Structure and development of the lateral line. *Biol. Rev.*, **62**, 471-514.
- Blaxter J. H. S. and Hempel G., 1963: The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **28**, 211-240.
- Blaxter J. H. S. and Jones M. P., 1967: The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **47**, 677-697.
- Blaxter J. H. S. and Staines M., 1970: Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **50**, 449-460.
- Blaxter J. H. S., Gray J. A. B., and Best A. C. G., 1983: Structure and development of the free neuromasts and lateral line system of the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **63**, 247-260.
- Bone Q., 1978: Locomotor muscle, in "Fish Physiology 7" (eds. by Hoar W. S. and Randall D. J.), Academic Press, London, pp. 361-424.
- Branchek T and Bremiller R., 1984: The development of photoreceptors in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. I. Structure. *J. Comp. Neurol.*, **224**, 107-115.
- Brownell C. L., 1983: Laboratory rearing of Cape anchovy *Engraulis capensis* and South African pilchard *Sardinops ocellata* through metamorphosis. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **1**, 181-188.
- Burne R. H., 1909: The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, **2**, 610-663.
- Carpenè E., Veggetti A., and Mascarello F., 1982: Histochemical fibre types in lateral muscle of fishes in fresh, brackish and salt water. *J. Fish Biol.*, **20**, 379-396.
- Chapman W. M., 1944: The comparative osteology of the herring-like fishes (Clupeidae) of California. *Calif. Fish and Game*, **30**, 6-21.
- Chapman W. M., 1948: The osteology and relationships of the round herring *Etrumeus micropus* Temmink and Schlegel. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, ser. 4, **26**, 25-41.
- Clark F. N., 1934: Maturity of the California sardine (*Sardinops caerulea*) determined by ova diameter measurements. *Calif. Div. Fish and Game, Fish Bull.*, **42**, 49pp.
- Dickerson T., Macewicz B. J., and Hunter, J. R., 1992: Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel *Scomber japonicus* during 1985. *CalCoFI Rep.*, **33**, 130-140.
- Dingerkus G. and Uhler L. D., 1977: Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, **52**, 229-232.
- Eller P. A., Rowley J. C. III, and Moran D. T., 1985: The 'rod cell' in trout olfactory epithelium: fact or artefact? *Chemical Senses*, **10**, 392.
- Fritzsche R. A. and Johnson G. D., 1980: Early osteological development of white perch and striped bass with emphasis on identification of their larvae. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **109**, 387-406.
- 藤田 清, 1990: 魚類尾部骨格の比較形態図説, 東海大学出版会, 東京, xiii + 897pp.
- 福田雅明, 1990: ニシン仔稚魚の体側筋の発達と遊泳委速度の変化. 日本水産学会誌, **56**, 11-17.
- 船越茂雄, 1990: 遠州灘, 伊勢・三河湾およびその周辺海域におけるカタクチイワシの再生産機構に関する研究. 愛知水試研究業績Bしゅう, **10**, 1-208.
- Garreton M. and Balbontin F., 1982: Efecto de la temperatura en el desarrollo embrionario y crecimiento inicial de las larvas de la sardina espnola, *Sardinops sagax musis*, en condiciones de laboratorio. *Rev. Biol. Mar., Valparaiso*, **18**, 57-71.
- Gillerman R. G., 1980: Characterization of swimming

- muscle in the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. *J. Fish Biol.*, **17**, 31-41.
- Goldberg S. R., Alarcon V. H., and Alheit J., 1984: Postovulatory follicle histology of the Pacific sardine, *Sardinops sagax*, from Peru. *Fish. Bull.*, **82**, 443-445.
- Goodrich E. S., 1922: On a new type of teleostean cartilaginous pectoral girdle found in young clupeids. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, **34**, 505-509.
- Gosline W. A., 1971: Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes, The University Press of Hawaii, Honolulu, ix + 208pp.
- 後藤常夫, 1998: 1979~1994年春季の日本海におけるマイワシの卵豊度と分布. 日水研研報, **48**, 51-60.
- Grande L., 1985: Recent and fossil Clupeomorph fishes with material for revision of the subgroups of Clupeoids. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **181**, 231-372.
- Gwyn A. M., 1940: The development of the vertebral column of the Pacific herring (*Clupea pallasii*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **5**, 11-22.
- Hayashi A., Yamashita Y., Kawaguchi K., and Ishii T., 1989: Rearing method and daily otolith ring of Japanese sardine larvae. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **55**, 997-1000.
- Higgins P. J., 1990: The histochemistry of muscle in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, **37**, 521-529.
- Hoss D. E. and Blaxter J. H. S., 1982: Development and function of the swimbladder-inner ear-lateral line system in the Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Latrobe). *J. Fish Biol.*, **20**, 131-142.
- Houde E. D., Richards W. J., and Saksena V. P., 1974: Description of eggs and larvae of scaled sardine, *Harengula jaguana*. *Fish. Bull. U. S.*, **72**, 1106-1122.
- Hunter J. R., 1985: Preservation of northern anchovy in formaldehyde solution, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 63-65.
- Hunter J. R. and Sanchez C., 1976: Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U. S.*, **74**, 847-855.
- Hunter J. R. and Macewicz B. J., 1985: Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 79-94.
- Iseki K. and Kiyomoto Y., 1997: Distribution and settling of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) eggs at the spawning ground off Changjiang River in the East China Sea. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 205-210.
- 石田健一, 川村軍蔵, 1985: 感覚器の分化過程. 海洋と生物, **36**, 8-14.
- 石田 実, 菊地 弘 (編), 1992: 日本の太平洋岸 (常磐~薩南海域) におけるマイワシ, カタクチイワシ, サバ類の月別, 海域別産卵状況: 1989年1月~1990年12月, 水産庁南西海区水産研究所・中央水産研究所, 東京, 86pp.
- 石田力一, 鷗川政雄, 有田節子, 1959: マイワシ *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel) の産卵回数について (予報). 北水研研報, **20**, 139-146.
- 伊東祐方, 1958: プランクトンネットによる卵・稚仔採集量の信頼性. 日水研年報, **4**, 33-41.
- 伊東祐方, 1961: 日本近海におけるマイワシの漁業生物学的研究. 日水研研報, **9**, 1-201.
- 伊東祐方, 渡辺和春, 西村三郎, 笠原昭吾, 1954: 能登海域におけるマイワシの産卵時刻と夜間の行動. 日水研年報, **1**, 1-16.
- 岩井 保, 1981: 魚類の味覚器, 「魚類の化学感覚と摂餌促進物質」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 26-35.
- Johnston I. A., 1993: Temperature influences muscle differentiation and the relative timing of organogenesis in herring (*Clupea harengus*) larvae. *Mar. Biol.*, **116**, 363-379.
- Johnston I. A., 1997: Temperature and developmental plasticity of muscle phenotype in herring larvae. *J. Exp. Biol.*, **200**, 849-868.
- Johnston I. A., Patterson S., Ward P., and Goldspink G., 1974: The histochemical demonstration of myofibrillar adenosine triphosphatase activity in fish muscle. *Can. J. Zool.*, **52**, 871-877.
- Johnston I. A., Davison W., and Goldspink G., 1977:

- Energy metabolism of carp swimming muscles. *J. Comp. Physiol.*, **114**, 203-216.
- 神谷尚志, 1916: 館山湾ニ於ケル浮遊性卵並ニ其稚児. 水産講習所試験報告, **11**, 1-92.
- 柏木正章, 1989: 発生と孵化管理, 「水族繁殖学」(隆島史夫・羽生 功編), 緑書房, 東京, pp. 195-237.
- Kawaguchi K., Yamashita Y., and Hayashi A., 1990: Some aspects of spawning of the reared Japanese anchovy (*Engraulis japonicus* H.) in relation to the photoperiod, water temperature and starvation. *Bull. Japan. Soc. Fish. Oceanogr.*, **54**, 364-372.
- 河井智泰, 1988: イワシと逢えなくなる日, 情報センター出版局, 東京, 237pp.
- 川村軍蔵, 1991: 感覚器官, 「魚類の初期発育」(田中克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-20.
- 川村軍蔵, 田村 保, 1973: ゴマサバおよびキュウセンの網膜の組織学的研究, 日本水産学会誌, **9**, 715-726.
- Kawamura G., Mukai Y., and Ohta H., 1984a: Change in visual threshold with development of rods in ayu *Plecoglossus altivelis*. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **50**, 2113.
- Kawamura G., Tsuda R., Kumai H., and Ohashi S., 1984b: The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **50**, 1975-1980.
- Kawamura G. and Ishida K., 1985: Changes in sense organ morphology and behaviour with growth in the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **51**, 155-165.
- Kawamura G., Mori H., and Kuwahara A., 1989: Comparison of sense organ development in wild and reared flounder *Paralichthys olivaceus* larvae. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **55**, 2079-2083.
- Kawamura G. and Munekiyo M., 1989: Development of the sense organs of ribbonfish *Trichiurus lepturus* larvae and juveniles. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **55**, 2075-2078.
- Kawamura G. and Washiyama N., 1989: Ontogenetic changes in behavior and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica*. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **118**, 203-213.
- Kawamura G., Masuma S., Tezuka N., Koiso M., Jindo T., and Namba K., 2003: Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis*, in "The Big Fish Bang" (eds. by Browman H. I. and Skiftesvik A. B.), Institute of Marine Research, Bergen, Norway, pp. 123-135.
- 川崎 建, 1983: 魚の資源学, 大月書店, 東京, pp. 123-135.
- 萱野泰久, 何 玉環, 原 隆, 福永丈人, 1998: 年齢組成の異なるキジハタ親魚群の自然産出卵の卵質, 水産増殖, **46**, 213-218.
- 菊地 弘, 小西芳信(編), 1990: 日本の太平洋岸(常磐~薩南海域)におけるマイワシ, カタクチイワシ, サバ類の月別, 海域別産卵状況: 1987年1月~1988年12月, 水産庁中央水産研究所・南西海区水産研究所, 東京, 72pp.
- King D. P. F., 1977: Influence of temperature, dissolved oxygen and salinity on incubation and early larval development of the South West African pilchard *Sardinops ocellata*. *Investl. Rep. Sea Fish Brch S. Afr.*, **114**, 1-35.
- Kirarski W., 1990: Histochemical characterization of myotomal muscle in the roach, *Rutilus rutilus* (L.). *J. Fish Biol.*, **36**, 353-362.
- Kjorsvik E., Mangor-Jensen A., and Holmefjord I., 1990: Egg quality in fishes. *Adv. Mar. Biol.*, **26**, 71-113.
- 小林久雄, 1944: 真鯛人工孵化の研究, 海洋の科学, **4**, 290-295.
- Kohno H. and Taki Y., 1983: Comments on the development of fin-supports in fishes. *Japan. J. Ichthyol.*, **30**, 284-290.
- Kohno H., Ordonio-Aguilar R., Ohno A., and Taki Y., 1996a: Osteological development of the feeding apparatus in early larvae of the seabass, *Lates calcarifer*. *Ichthyol. Res.*, **43**, 1-9.
- Kohno H., Ordonio-Aguilar R., Ohno A., and Taki Y., 1996b: Morphological aspects of feeding and improvement in feeding ability in early stage larvae of the milkfish, *Chanos chanos*. *Ichthyol. Res.*, **43**, 133-140.
- 小西芳信, 1980: マイワシとウルメイワシの卵・仔魚の垂直分布について, 南西水研研報, **12**, 93-103.
- 小西芳信, 1983: 薩南海域におけるマイワシの卵・仔魚の分布, 1976-1981, 南西水研研報, **15**, 103-121.
- 久保田洋, 大関芳沖, 石田 実, 小西芳信, 後藤常夫, 銭谷 弘, 木村 量(編), 1999: 日本周辺水域における主要浮魚類の卵仔魚分布(1994-1996),

- 水産庁中央水産研究所, 東京, 352pp.
- 黒田一紀, 1991a: マイワシの長期変動. 海と空, **66**, 19-36.
- 黒田一紀, 1991b: マイワシの初期生活期を中心とする再生産過程に関する研究. 中央水研研報, **3**, 25-278.
- 桑原昭彦, 鈴木重喜, 1984: 若狭湾西部海域におけるカタクチイワシ卵・仔魚の鉛直分布の昼夜変化. 日本水産学会誌, **50**, 1285-1292.
- 京都府水産講習所, 1930: 鰯人工孵化試験. 昭和3年度京都府水産講習所事業報告, 60-64.
- 京都府水産講習所, 1931a: 鰯人工孵化試験. 昭和4年度京都府水産講習所事業報告書, 45-46.
- 京都府水産講習所, 1931b: 鰯人工孵化試験. 昭和5年度京都府水産講習所事業報告書, 95-96.
- Lasker R., 1962: Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **19**, 867-875.
- Lasker R., 1964: An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development, and growth of Pacific sardine embryos and larvae. *Copeia*, **1964**, 399-405.
- Lo N. C. H., 1985: A model for temperature-dependent northern anchovy egg development and automated procedure for the assignment of age to staged eggs, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 17-26.
- Marr J. C., 1956: The "critical period" in the early life history of marine fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **21**, 160-170.
- 松原孝博, 1991: 成熟・産卵リズム-9. マイワシ, 「海産魚の産卵・成熟リズム」(廣瀬慶二編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 113-124.
- 松岡正信, 1982: マダイの脊柱と尾骨の発達. 魚類学雑誌, **29**, 285-294.
- Matsuoka M., 1984: Morphometry of the myotomal muscle fibers in larvae and juvenile of the red sea bream. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1811-1816.
- Matsuoka M., 1985: Osteological development in the red sea bream, *Pagrus major*. *Japan. J. Ichthyol.*, **32**, 35-51.
- Matsuoka M., 1987: Development of the skeletal tissues and skeletal muscles in the red sea bream. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, **65**, 1-114.
- 松岡正信, 1995: マイワシ卵のふ化率および摂餌開始期生残率等に及ぼす水温と塩分の影響. 西水研研報, **73**, 37-44.
- 松岡正信, 1996: 長崎港近海におけるマイワシ採集卵の短期的変動. 西水研研報, **74**, 63-71.
- 松岡正信, 1997: 九州西海域における産卵期のマイワシ卵巣の組織学的観察, 特に排卵後濾胞と産卵周期について (予報). 西水研研報, **75**, 45-53.
- Matsuoka M., 1997: Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Ichthyol. Res.*, **44**, 275-295.
- Matsuoka M., 1998: Development of the lateral muscle in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **64**, 83-88.
- Matsuoka M., 1999: Histological characteristics and development of the retina in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **65**, 224-229.
- 松岡正信, 2001: マイワシ卵のふ化率および摂餌開始期生残率に及ぼす低水温の影響. 日本水産学会誌, **67**, 894-895.
- Matsuoka M., 2001: Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **67**, 1036-1045.
- Matsuoka M. and Iwai T., 1984: Development of the myotomal musculature in the red sea bream. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **50**, 29-35.
- 松岡正信, 三谷卓実, 1989: 長崎港近海で採集されたマイワシ卵のふ化・飼育 (予報). 西水研研報, **67**, 15-22.
- 松岡正信, 宮地邦明, 加藤 修, 1995: マイワシの人工受精と卵の発生. 西水研研報, **73**, 45-51.
- Matsuoka M. and Konishi Y., 1996: Morphological characteristics of unfertilized eggs of the Japanese sardine, compared with fertilized ones. *Fish. Sci.*, **62**, 855-859.
- 松岡正信, 宮地邦明, 中村保昭, 呉 蓉, 劉 紅斌, 1998: 薩南海域における連続ネット採集結果からみたマイワシおよびカタクチイワシの産卵時刻と卵発生. 西水研研報, **76**, 1-10.
- 松岡正信, 小西芳信, 2001: 1979~1995年の九州周辺海域におけるマイワシの産卵量と分布. 水産海洋研究, **65**, 67-73.

- 松岡正信, 宮地邦明, 加藤 修, 2002: 薩南海域におけるマイワシとカタクチイワシの産卵水深に関する観察例. 水研センター研報, **2**, 15-23.
- Matsushita K., Shimizu M., and Nose Y., 1982: Micro-distribution of anchovy eggs and larvae in Sagami Bay. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **48**, 355-362.
- 松浦修平, 1992: マイワシの生殖周期. 浮魚資源—その再生産と加入機構—. 月刊海洋, **24**, 289-294.
- Matsuura S., Matsuyama M., Otsuka T., Takeshita K., Mitani T., and Ogawa N., 1991: Histological maturity scales, maturation and spawning in Kyushu-subpopulation sardine, *Sardinops melanostictus*, in "Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment" (eds. by Kawasaki T., Tanaka S., Toba Y., and Taniguchi A.), Pergamon Press, Oxford, pp. 221-228.
- Matsuyama M., Fukuda T., Ikeura S., Nagahama Y., and Matsuura S., 1994: Spawning characteristics and steroid hormone profiles in the wild female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **60**, 703-706.
- 松山倫也, 石田泰蔵, 池浦 繁, 松井誠一, 田辺智唯, 北島 力, 松浦修平, 1991: LHRH-a によるマイワシの成熟, 排卵促進. 水産海洋研究, **55**, 301-306.
- McGowan M. F. and Berry F. H., 1984: Clupeiformes: Development and relationships, in "Ontogeny and Systematics of Fishes" (eds. by Moser H. G., Richards W. J., Cohen D. M., Fahay M. P., Kendall A. W. Jr., and Richardson S. L.), Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. **1**, pp. 108-126.
- Miller D. J., 1952: Development through the prolarval stage of artificially fertilized eggs of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). *Calif. Fish and Game*, **38**, 587-595.
- 宮地邦明, 1991: 九州南西海域における黒潮小蛇行に伴う渦流の変動およびその魚卵稚仔輸送への影響. 西水研研報, **69**, 1-77.
- 森慶一郎, 1989: イワシ類等を主対象とする卵稚仔調査結果の一括とりまとめ・公表および採集方法の統一に関する提案. 1988年度漁業資源研究会, 浮魚・環境合同部会報告, 80-89.
- 森慶一郎, 黒田一紀, 小西芳信 (編), 1988: 日本の太平洋岸 (常磐〜薩南海域) におけるマイワシ, カタクチイワシ, サバ類の月別, 海域別産卵状況: 1978年1月〜1986年12月, 水産庁東海区水産研究所, 東京, 321pp.
- 森本晴之, 1993: 土佐湾のマイワシにおける卵母細胞の吸水完了および産卵開始時刻. 日本水産学会誌, **59**, 7-14.
- Morimoto H., 1996: Effects of maternal nutritional conditions on number, size, and lipid content of hydrated eggs in the Japanese sardine from Tosa Bay, southwestern Japan, in "Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources" (eds. by Watanabe Y., Yamashita Y., and Oozeki Y.), Balkema, Rotterdam, pp. 3-12.
- Moser H. G. and Ahlstrom E. H., 1985: Staging anchovy eggs, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 37-41.
- Mosse P. R. L. and Hudson R. C. L., 1977: The functional roles of different muscle fibre types identified in the myotomes of marine telosts: a behavioural, anatomical and histochemical study. *J. Fish Biol.*, **11**, 417-430.
- 村山 司, 青木一郎, 石井丈夫, 1990: 土佐湾における産卵期のマイワシ親魚の成熟状態と分布について. 水産海洋研究, **54**, 357-363.
- Murayama T., Shiraishi M., and Aoki I., 1994: Changes in ovarian development and plasma levels of sex steroid hormones in the wild female Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) during the spawning period. *J. Fish. Biol.*, **45**, 235-245.
- 長浜嘉孝, 1991: 生殖: 配偶子形成の制御機構, 「魚類生理学」(板沢靖夫・羽生 功編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.243-286.
- Nakai Z., 1962a: Studies of influences of environmental factors upon fertilization and development of the Japanese sardine eggs-with some reference to the number of their ova. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 109-150.
- Nakai Z., 1962b: Studies relevant to mechanisms underlying the fluctuation in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel). *Japan. J. Ichthyol.*, **9**, 1-115.

- Nakai Z., 1962c: Preliminary studies on fluctuation in the Japanese sardine stock, mainly for the prewar period. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 1-22.
- Nakai Z., 1966: Effect of salinity on the early development of the Japanese sardine. *J. Tokai Univ.*, **1**, 71-89.
- 中井甚二郎, 宇佐美修造, 服部茂昌, 本城康至, 林繁一, 1955: 昭和24年~26年鰯資源共同研究経過報告, 東海区水産研究所, 東京, 84pp.
- Nakai Z. and Hattori S., 1962: Quantitative distribution of eggs and larvae of the Japanese sardine by year, 1949 through 1951. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 23-60.
- 中村保昭, 1990: 五島列島周辺海域 - II. 物理. 「続・日本全国沿岸海洋誌」(日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東海大学出版会, 東京, pp. 685-709.
- 中田尚宏, 今井千文, 1981: 神奈川県城ヶ島沖における魚卵・仔魚の垂直分布について. 神奈川水試研報, **3**, 19-28.
- 中谷敏邦, 前田辰昭, 1984: スケトウダラ卵の発生に対する水温の影響およびその浮上速度について. 日本水産学会誌, **50**, 937-942.
- Nelson G. J., 1967: Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *J. Zool., Lond.*, **153**, 71-89.
- 西田 宏, 石田 実, 能登正幸, 勝川木綿, 2007: 平成18年マイワシ太平洋系群の資源評価, 「我が国周辺水域の漁業資源評価 (平成18年度)」, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 東京・横浜, pp.11-84.
- 西川籐吉, 1903: イワシの発生. 水産調査報告, **12**, 1-5.
- 西村三郎, 1958: ネット採集によるプランクトン標本中にみられるマイワシ卵の卵黄崩壊現象とそれに関連した2, 3の問題. 日水研年報, **4**, 87-103.
- 西村三郎, 1960: マイワシ発生初期卵群の海中における行動. 日本海洋学会誌, **16**, 25-35.
- 農林水産省統計情報部, 1997: 平成7年漁業・養殖業生産統計年報, 財団法人農林統計協会, 東京, 309pp.
- 農林水産省統計情報部, 2006: 平成18年漁業・養殖業生産統計年報 (併載: 漁業生産額), 335pp.
- O'Connell C. P., 1963: The structure of the eye of *Sardinops caerulea*, *Engraulis mordax*, and four other pelagic marine teleosts. *J. Morph.*, **113**, 287-329.
- O'Connell C. P., 1981: Development of organ systems in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other teleosts. *Amer. Zool.*, **21**, 429-446.
- 大下誠二, 2007: 平成18年マイワシ対馬暖流系群の資源評価, 「我が国周辺水域の漁業資源評価 (平成18年度)」, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 東京・横浜, pp. 50-70.
- Omura Y., Uematsu K., Tachiki H., Furukawa K., and Satoh H., 1997: Cone cells appear also in the retina of eel larvae. *Fish. Sci.*, **63**, 1052-1053.
- Patterson S., Johnston I. A., and Goldspink G., 1975: A histochemical study of the lateral muscles of five teleosts species. *J. Fish Biol.*, **7**, 159-166.
- Patterson C. and Johnson G. D., 1995: The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contr. Zool.*, **559**, 1-78.
- Phillips J. B., 1942: Osteology of the sardine (*Sardinops caerulea*). *J. Morph.*, **70**, 463-500.
- Potthoff T. and Tellock J. A., 1993: Osteological development of the snook, *Cetropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). *Bull. Mar. Sci.*, **52**, 669-716.
- Proctor C., Mosse P. R. L., and Hudson R. C. L., 1980: A histochemical and ultrastructural study of the development of the propulsive musculature of the brown trout, *Salmo trutta* L., in relation to its swimming behaviour. *J. Fish Biol.*, **16**, 309-329.
- Raamsdonk van W., Pool C. W., and Kronnie te G., 1978: Differentiation of muscle fiber types in teleost *Brachydanio rerio*. *Anat. Embryol.*, **153**, 137-155.
- Ramanujam S. G. M., 1929: The study of the development of the vertebral column in teleosts as shown in the life-history of the herring. *Proc. Zool. Soc. London*, **1929**, 365-414.
- Richards W. J., Miller. R. V., and Houde E. D., 1974: Egg and larval development of the Atlantic thread herring, *Opishonema oglinum*. *Fish. Bull. U. S.*, **72**, 1123-1136.
- Roberts T. R., 1984: Skeletal anatomy and classification of the neotenic Asian salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodlefishes). *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **43**, 179-220.
- Rosenthal H. and Hempel G., 1970: Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.), in "Marine food chains" (ed. by Steele J. H.), Univ. Calif.

- Press, Berkley, pp. 344-364.
- Sandy J. M. and Blaxter J. H. S., 1980: A study of retinal development in larval herring and sole. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **60**, 59-71.
- Schumann G. O., 1965: Some aspects of behavior in clupeoid larvae. *Rep. Cali. Coop. Oceanic Fish. Invest.*, **10**, 71-78.
- Senoo S., Ang K. J., and Kawamura G., 1994: Development of sense organs and mouth and feeding of reared marble goby *Oxyeleotris marmoratus* larvae. *Fish. Sci.*, **60**, 361-368.
- 千田哲資, 星野 暹, 森 勇, 1956: 長崎・福江間の魚卵・稚仔連日採集結果について. 日本生態学会誌, **6**, 116-120.
- 庄島洋一, 1988: 西日本海域に來遊するマイワシの系統群. 1986年度漁業資源研究会議. 第19回浮魚部会報告, 27-36.
- Siebert D. J., 1997: Notes on the ontogeny and relationships of *Sundasalanx* Roberts (Teleostei, Clupeidae), with descriptions of four new species from Borneo. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.)*, **63**, 13-26.
- Smith P. E., Flerx W., and Hewitt R. P., 1985: The CalCOFI vertical egg tow (CalVET) net, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 27-32.
- 白石 学, 1992: マイワシ親魚の成熟と産卵-ホルモンを指標として-. 浮魚資源-その再生産と加入機構-. 月刊海洋, **24**, 284-288.
- 白石 学, 1997: マイワシの産卵を追う-飼育槽と野外. 養殖研ニュース, **35**, 2-6.
- 白石 学, 藤井一則, 1990: 成熟制御システムによるマイワシ産卵条件の解明. 農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究 (バイオコスモス計画) 平成元年度研報, 174-175.
- 宗宮弘明, 丹羽 宏, 1991: 視覚, 「魚類生理学」(板沢靖夫・羽生 功編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 403-441.
- 末広恭雄, 1951: 魚類学, 岩波書店, 東京, 349pp.
- 鈴木 亮, 1991: 発生生理とバイオテクノロジー, 「魚類生理学」(板沢靖夫・羽生 巧編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 584-607.
- 鈴木伸洋, 萱野泰久, 水戸 鼓, 1996: キジハタ仔稚魚の側線系感覚器の形成過程. 水産増殖, **44**, 159-168.
- 高尾亀次, 1990: 飼育下におけるカタクチイワシの産卵数について. 南西水研研報, **23**, 53-62.
- 高尾亀次, 岸田 達, 上田和夫, 1983: 飼育実験によるカタクチイワシの雌1尾当り年間産卵数の推定. 南西水研研報, **15**, 1-11.
- 田中祐志, 1993: マイワシ卵の比重変化と鉛直移動. 沿岸海洋研究ノート, **31**, 17-25.
- Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 1960: Synopsis on the biology of *Sardinops melanosticta* (Temminck and Schlegel). *FAO Fisheries Biology Synopsis*, **11**, 213-244.
- 鶴田義成, 1992: カタクチイワシの成熟・産卵と再生産能力の調節に関する研究. 水工研研報, **13**, 129-168.
- 内田恵太郎, 1943: 魚類の生活史概略. 海洋の科学, **3**, 427-436.
- 内田恵太郎, 1958: マイワシ *Sardinops melanosticta* (Temminck et Schlegel), 「日本産魚類の稚魚期の研究. 第1集」, 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡, pp. 10-13.
- 内田恵太郎, 道津喜衛, 1958: 対馬暖流域の表層に現れる魚卵・稚魚概説, 「水産庁対馬暖流開発調査報告書第2輯 (卵・稚魚・プランクトン篇)」, pp. 3-65, 106-110.
- 上田一夫, 佐藤真彦, 岡 良隆, 1981: 魚類嗅覚神経系の構造, 「魚類の化学感覚と摂餌促進物質」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-25.
- 上野正博, 1983: 卵稚仔定量採集方法の相互検定, 「水産資源の解析と評価. その手法と適用例」(石井丈夫編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 130-140.
- Uriarte I. and Balbontin F., 1987: Caracterización del estado de hambruna en las larvas de sardina *Sardinops sagax musica* (Pisces, Clupeiformes), mediante criterios morfométricos e histológicos. *Rev. Biol. Mar., Valparaiso*, **23**, 77-106.
- 宇佐美修造, 1964: 日本産マイワシ *Sardinops melanosticta* (T. & S.) の再生産力について-I. 日本海大羽マイワシの卵径組成からみた成熟と卵数. 東海水研研報, **38**, 1-30.
- 渡部泰輔, 1970: マサバの発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海水研研報, **62**, 1-283.
- 渡部泰輔, 1983: 卵数法, 「水産資源の解析と評価. その手法と適応例」(石井丈夫編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-29.
- Waterman R. E., 1969: Development of the lateral

- musculature in the teleost, *Brachydanio rerio*: a fine structural study. *Amer. J. Anat.*, **125**, 456-494.
- Whitehead P. J. P. and Teugels, G. G., 1985: The West African pigmy herring *Sierrathrissa leonensis*: general features, visual anatomy, and osteology. *Amer. Mus. Novit.*, **2835**, 1-44.
- 山田鉄雄, 1958: 大村湾内カタクチイワシの産卵生態. 長崎大学水産学部研報, **6**, 73-82.
- Yamamoto M. and Ueda K., 1978: Comparative morphology of fish olfactory epithelium-II. Clupeiformes. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **44**, 855-859.
- 銭谷 弘, 2000: 太平洋岸域におけるマイワシの資源変動に関連した初期生態に関する研究. 瀬戸内水研研報, **3**, 1-45.
- 銭谷 弘, 石田 実, 小西芳信, 後藤常夫, 渡邊良朗, 木村 量 (編), 1995: 日本周辺水域における主要浮魚類の卵仔魚分布, 水産庁中央水産研究所, 東京, 368pp.
- 銭谷 弘, 木村 量, 1997: 太平洋岸域のカタクチイワシの資源回復に伴う2～3月産卵量の増加. 日本水産学会誌, **63**, 665-671.
- Zielinski B. and Hara T. J., 1988: Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) embryos. *J. Comp. Neurol.*, **271**, 300-311.

統計モデルとデータマイニング手法の水産資源解析への応用

庄野 宏 (遠洋水産研究所)

本論文では、水産資源解析学における様々な問題、特に魚の資源密度に対応し、相対的な資源量を表す CPUE (catch per unit effort: 単位努力当たり漁獲量) の解析に関する様々な問題について、遠洋域に生息するまぐろ類・関連種の漁業データや計算機によるシミュレーション実験を利用し、統計モデルおよびデータマイニング的なアプローチにより問題解決するための手法を提案した。CPUE は漁獲量を投下した努力量で割ることによって定義される、漁獲効率を表し、資源密度に比例することから相対資源量に対応する重要な概念である。しかし、漁船などの加工されていない CPUE は、季節・海区・漁具など資源密度以外の様々な時空間的な要因や環境要因などを含んでおり、資源の年変動を知るためにはこれらの影響を取り除く必要がある。そこで、CPUE の自然対数を応答変数に設定し、正規誤差の下で考えられる要因効果を説明変数に組み込んだ共分散分析モデル (CPUE Log-Normal モデル) や、離散変数である Catch を応答変数と設定し、Poisson 分布や負の二項分布などを仮定した一般化線形モデル (Catch Poisson モデル、Catch Negative-Binomial モデルなど) を用いて年の要因効果を推定することが伝統的に行われてきた。この作業を CPUE 標準化と呼び、統計モデルに加えて近年では樹形モデルやニューラルネットワーク等のデータマイニング的なアプローチも用いられるようになってきている。本研究では、この水産資源解析における主要な問題である CPUE 標準化を論文のメインテーマとし、以下の3つの課題について取り上げて詳しく検討した。

- 1) CPUE 標準化を想定した分散分析型モデルにおける、様々な情報量規準や stepwise 検定を通じた要因効果の取舍選択、モデルの性能評価 (第3章)
- 2) ニューラルネットワークによるミナミマグロの操業がない時空間の CPUE 予測および簡便な要因分析法 (CPUE 年トレンド抽出法) の提案 (第4章)
- 3) ゼロ・キャッチを多く含む場合の、Tweedie モデルの性能評価、および従来の手法 (ad hoc な共分散分析モデル・Catch モデル) との比較検討 (第5章)

本論文の第1章は序論であり、研究の背景と目的、論文の構成を記述した。第2章では、CPUE 標準化の

現状について、統計モデル・データマイニング手法・漁業資源特有の問題に分けて整理し、レビューを通じて明らかになった問題点について、特に本研究で取り上げる3つの主要課題に関して、概説した。

第3章では、CPUE 標準化に対応する一般化線形モデルを用いて、小標本の場合、大標本の場合など様々なケースを取り上げ、水産分野で広く知られている情報量規準 AIC の他に、BIC, CAIC, c-AIC, HQ, TIC などを使用し、実際の漁業データを用いて利用する情報量規準によってモデル選択結果が異なること、および複数の候補モデルの中から定めた真のモデルから乱数を発生させて正しいモデルを選ぶという選択パフォーマンスをシミュレーションにより計算し、情報量規準の良さを評価した。なお、ネスト構造モデルでは、カイ二乗検定や F 検定などの stepwise 検定も使用可能であり、計算機実験を通じて情報量規準と stepwise 検定の性能を比較した。この変数選択の問題は、CPUE に影響を与えている要因効果を統計的に取舍選択するという意味において重要であるが、使用する情報量規準や stepwise 検定によるモデル選択結果が、推定された CPUE 年トレンドという要因分析結果の違いを引き起こし、これらをチューニング指標として組み込んだモデルでの資源の絶対量推定結果の大きな差異となることもあり、極めて本質的な問題であると考えられている。なお、本章の具体的な研究成果は、次の通りである。

- ・小標本の場合や未知パラメーター数の標本数に占める割合が高い場合に、AIC に有限修正を施した規準である c-AIC によるモデル選択結果が AIC などによるそれと異なることを例示し、さらに分散分析型のシミュレーションを通じて、c-AIC の選択パフォーマンスが AIC のそれに比べて高くなることを証明した。
- ・大標本の場合に AIC が偏りを持つ可能性があることを示し、使用する規準により選択結果に差が生じること、および漸近的に望ましい性質である一貫性を持つ情報量規準 (BIC, HQ and CAIC) が AIC に比べて全体として優れていることを、それぞれ漁業データによる実例および回帰分析型の実験により示した。合わせて、HQ における定数項 c の検討を行い、推奨値と推奨式を提案した。
- ・ネスト構造を持つモデルにおいて、従来性能が良かったと言われてきた AIC の精密評価である TIC が正規誤差を持ちかつ連結関数が恒等写像であるような一般化線形モデルでは AIC と同等になることを理論的に証明し、合わせて TIC と AIC の選択パフォーマンスにはほとんど差がないことを、

計算機実験により示した

- ネストモデルにおいて、計算機実験により情報量規準と stepwise 検定の比較を行い、一般に前者が多少優れていること、後者で有意水準を小さく設定した場合にパラメーター数が少ない単純なモデルが選ばれがちであることを示した。

第4章では、ミナミマグロ資源における CPUE 解釈の問題、すなわち操業がない時空間の CPUE 予測の問題を取り上げて、ニューラルネットワークを利用した解析を行った。CPUE を相対資源量の観点から捉えた場合、標準化された CPUE に相対的な面積指数を掛け合わせたものとして考えることが自然であり、これを資源量指数 (AI: abundance index) と呼んでいる。ミナミマグロ資源では過去から現在にかけて漁場が縮小しており、このような過去に漁獲があり現在操業がないセルの CPUE をどのように設定するか、極論すれば周囲と同じと考えるかそれとも 0 と仮定するかが資源量指数の計算に影響してくる。ひいては、資源量指数から得られた CPUE 年トレンドの違いとなって表れる。そこで、本論文では、このような欠測セルの CPUE を教師付きニューラルネットワークの代表的なアルゴリズムである誤差逆伝播法を用いて予測を行い、合わせて得られた予測値から CPUE 年トレンド抽出を行うための簡便な要因分析法を提案した。ニューラルネットワークの精度評価のために、クロス・バリデーションにより同じ条件での MCMC 法に基づく EM algorithm との比較を行った。n-fold cross-validation により観測値と予測値の相関係数および MSE (平均二乗誤差) に基づき、モデルの性能評価および比較検討を行った。結果として、ニューラルネットワークによる CPUE 予測値に基づく、操業がないセルの CPUE と操業が行われたセルの CPUE 比は、0.8~1 前後を推移しており、1998年から2000年にかけて局所的に行われた日本の調査漁獲における CPUE 比 (年、季節、エリアは非常に局所的であるが0.7前後を記録) と比べ極端な矛盾は見られない。また、ニューラルネットワークによる CPUE の予測性能は、全く同じ条件での解析である MCMC 法に基づく EM algorithm によるそれよりも格段に高く、CPUE 予測値を元に算出された CPUE 年トレンドは一般化線形モデル (共分散分析) によるそれと比較的良く似ていた。このことから、ニューラルネットワークの予測性能の良さ、および提案した簡便な要因分析法の妥当性が言える。

第5章では、まぐろはえ縄漁業で混獲されるサメ類などを想定し、ゼロ・キャッチ問題と呼ばれる漁獲がゼロであるデータが含まれる場合に、CPUE の

自然対数を取ったものを応答変数とする共分散分析モデルが使用出来ない問題について、詳細に議論した。Tweedie 分布と呼ばれる、複合 Poisson 分布の拡張であるゼロ・データを統一的に取り扱えるモデル使用し、ゼロ・キャッチ率が10%程度と低い日本のはえ縄商業船によるインド洋キハダ資源の CPUE 解析、およびその割合が80%以上と高い日本のはえ縄公庁船による北太平洋クロトガリザメ資源の CPUE 標準化を行った。実際には、Tweedie モデルと全ての CPUE に定数項を加える ad hoc な共分散分析モデル、Catch Negative-Binomial モデルに基づく CPUE 年トレンドを比較した。その結果、ゼロ・キャッチ率が低いターゲット種のインド洋キハダ資源では Tweedie モデルと ad hoc な方法で年トレンドに極端な違いが見られなかったのに対し、ゼロ・キャッチ率が高い混獲種の北太平洋クロトガリザメ資源では、Tweedie モデルからの CPUE 年トレンドが、Catch モデルや ad hoc な方法からのトレンドと異なっていた。また、ニューラルネットワーク解析と同様に、n-fold validation を利用した観測値と予測値の相関係数や MSE に基づくモデルの性能評価を行ったところ、いずれの例においても、両方の指標に関して Tweedie モデルの精度が良かった。クロス・バリデーション結果から判断すると、ゼロ・キャッチ率が低い場合には Tweedie モデルの有意性が顕著に表れず、ad hoc な方法を使用しても実用上さほど問題が生じないと考えられる一方、ゼロ・キャッチの割合が高い場合には、Tweedie モデルの精度が他に比べて非常に高くなり使用が推奨される。なお、ゼロ・キャッチ率が高い場合には、相関係数が Tweedie モデル、Catch モデル、ad hoc な方法の順、MSE は Tweedie モデル、ad hoc な方法、Catch モデルの順に優れていたが、ad hoc な方法では観測値の大きさにかかわらず予測値が極端に小さくなることもあり、バイアスの大きさを考慮すると、サメ類などのゼロ・キャッチ率が高い場合には適用すべきでない、と結論付けられる。

最後の第6章は、本論文の結論部であり、今回取り上げた3つの課題に関する研究成果について、水産資源学の観点から、および応用統計学の視点からに分類して再度系統的に整理し、合わせて、今後の研究課題について記述した。

No.22, 1-85 (2008)

日本産マイワシの初期発育と産卵生態に関する研究
松岡正信（瀬戸内海区水産研究所）

資源最大期から減少期における九州周辺海域のマイワシの初期発育過程と産卵生態について、生物学的側面から調査・研究した。

調査船上で人工受精を行い、ふ化後1.5日まで飼育し、観察した。天然卵を用いた実験では、全ふ化率、正常ふ化率、摂餌開始期生残率および摂餌率は10.8℃以下および23.5℃以上ではこれらが低下し、明らかに悪影響が認められた。塩分濃度は17.4区では、正常ふ化率が極めて低かった。ふ化直後の仔魚は全長(TL) 3.44 mmであった。ふ化後4日目(約5.7 mm TL)には摂餌開始期に達し、S型シオミズボワムシを捕食した。17日目に平均9.87 mm TL、29日目に15.37 mm TL(最大20.0 mm TL)となった。絶食条件下においたものでは、3～4日で瀕死状態となった。人工飼育魚と天然魚のシリーズ標本を用いて、全ての軟骨と硬骨の発達過程を記載した。それを基にして、骨格系の発達過程からみた摂餌・遊泳機能の発達を明らかにすると共に、4期8相から成る発育段階を区分した。重要な運動器官である体側筋について、赤色筋、桃色筋、白色筋および tonic-like fibers の発達過程を調べた。感覚器官の内、眼、嗅覚器、味蕾、側線器官および内耳の発達過程を調べた。体側筋系および感覚器官系の発達過程を基に、仔稚魚の生残に最も重要と考えられる摂餌・遊泳機能について骨格系を含めて総合的に検討した。また、発育段階についても、単なる区分ではなく発育の変化の集積として総合的に検討した。

産卵盛期は3月で、雌のGSIの最大値は20以上であった。吸水卵または産卵当日の排卵後濾胞を持つ個体の割合から算出される本種の産卵周期は4～6日と推定された。ネット曳網の結果、本種の産卵時刻は20時前後であった。また、同時に採集されたカタクチイワシ卵の分析の結果、両種の産卵時間帯は全く重複しなかった。産卵後間もない卵割前のAA卵は水深40～60 mで多く採集された。また、カタクチイワシの産卵中心は水深0～20 mであった。卵の発育過程を観察したところ、未受精卵でも困卵腔が発達して胚盤を形成するものが認められた。これらは後に内部が崩壊して沈降した。薩南海域における産卵調査でもこのような卵が多数採集されたことから、天然海域でも多くの未受精卵が存在するものと推察された。9定点において、1時間～1週間程度の間の採集卵数の短期変動を調べた結果、大きな変動が認められた。1979～1995年の九州周辺海域におけるマイワシの産卵量と卵

分布について調べた。産卵量の最低値は1995年の47兆粒、最大値は1987年の2,873兆粒であった。資源の水準により産卵期がずれる傾向があった。また、資源が低水準の時には九州西海域から山陰西部が産卵場となり、高水準の時には薩南海域が主産卵場となることが示された。産卵場の変化に伴い産卵水温も変化することが示された。

現在、本種の資源水準はごく低位であるが、資源変動機構を解明するために基礎的研究の継承が必要であろう。

No.22, 87-183 (2008)

水産総合研究センター研究報告

Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会

編集委員長 玉井恭一

編集委員 松尾 豊, 武内智行, 馬場徳寿, 入江隆彦, 川原重幸, 内田卓志,
石田行正, 北川大二, 杜多 哲, 野川秀樹, 福永辰廣, 高橋正憲

平成20年2月29日 発行

発行所 独立行政法人 水産総合研究センター

〒220-6115 神奈川県横浜市西区みなとみらい2-3-3 クィーンズタワー B 15階

Fisheries Research Agency

Queen's Tower B 15F, 2-3-3, Minato mirai, Nishi-ku, Yokohama, Kanagawa.

220-6115 Japan

<http://www.fra.affrc.go.jp>

発行者 川口恭一

印刷所 日昇印刷株式会社

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. **22**
February 2008

Bull.Fish.Res.Agen.

CONTENTS

Doctoral Thesis

Application of Statistical Modeling and Data Mining Method to the Fish Stock Analyses
Hiroshi SHONO 1

Studies on Early Development and Spawning Ecology in Japanese Sardine *Sardinops Melanostictus*
Masanobu MATSUOKA 87

Abstracts (JAPANESE) 185